

# INSECTES SOCIAUX

BULLETIN DE L'UNION INTERNATIONALE POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX



COMITÉ DE RÉDACTION

P. H. CHRISTENSEN, K. GÖSSWALD, P.-P. GRASSÉ,  
C. JUCCI, C. D. MICHENER, A. RAIGNIER, T. UCHIDA

JAN 27 '55

UNIVERSITY OF HAWAII  
LIBRARY

Volume I - Octobre 1954 - Numéro 4

MASSON & Cie, ÉDITEURS - PARIS



## INSECTES SOCIAUX

---

Revue consacrée à l'étude de la Morphologie, de la Systématique et de la Biologie des Insectes sociaux.

*Publiée sous les auspices de*

**L'UNION INTERNATIONALE POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX**

---

### COMITÉ DE RÉDACTION

P. H. CHRISTENSEN, Universitets Institut for almindelig Zoologi, Universitetsparken 3, Copenhagen, Denmark.

K. GÖSSWALD, Institut für Angewandte Zoologie der Universität, Würzburg, Röntgenring 10, Würzburg, Deutschland.

P.-P. GRASSÉ, Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, 105, boulevard Raspail, Paris-VI<sup>e</sup>, France.

G. JUCCI, Istituto di Zoologia « L. Spallanzani », Pavia, Italia.

C. D. MICHENER, Department of Entomology, University of Kansas, Lawrence, Kansas, (U. S. A.).

A. RAIGNIER, 11, rue des Récollets, Louvain, Belgique.

T. UCHIDA, Zoological Institut Faculty of Sciences, Hokkaido University Sapporo, Japan.

---

### PRIX DE L'ABONNEMENT POUR 1954

France et Union Française : **3 000 frs.**

Étranger { Dollars U. S. A. : **9,25.**  
              { Francs Belges : **460.**

Également payable au cours officiel  
dans les autres monnaies.

Prix spécial pour les membres de l'Union internationale pour l'étude des Insectes sociaux.

France et Union Française : **2 000 frs.**

Étranger { Dollars : **5,75.**  
              { Francs Belges : **286.**

Règlement : a) Chèque sur Paris d'une banque officielle.  
              b) Virement par banque sur compte étranger.  
              c) Mandat International.

### ADMINISTRATION

---

**MASSON et C<sup>ie</sup>, Éditeurs**

**120, boulevard Saint-Germain, PARIS-VI<sup>e</sup>**

o o

### SECRÉTAIRE

---

**M. G. RICHARD**

**105, Boulevard Raspail, PARIS-VI<sup>e</sup>**

# INSECTES SOCIAUX

BULLETIN DE L'UNION INTERNATIONALE  
POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX

---

## SOMMAIRE

---

### *Mémoires originaux*

Untersuchungen Zur Kastendetermination in der Gattung <i>Formica</i> . — 4. Physiologische Weisellosigkeit als Voraussetzung der Aufzucht von Geschlechtstieren im Polygynen Volk, KARL GÖSSWALD und KARLHEINZ BIER.....	305
On the change in occupation by Termite Colonies of mounds after conversion of a jungle area into rice-fields in Java, L. G. E. KALSHOVEN.....	319
A note on the nest building habits of <i>Odontotermes</i> spp. in Java, L. G. E. KALSHOVEN.....	325
Occurrence of an aggressive behaviour in Queenless hives, with considerations on the social organization of honeybee, Sh. F. SAKAGAMI.....	331
Deux grandes figures de la science des Insectes sociaux. E. WASMANN et A. FOREL, par R. STUMPER.....	345

### *Nouvelles de l'Union*

Symposium de WÜRSBURG.....	371
Travaux publiés par des membres de l'Union.....	372
TABLE ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS.....	376
TABLE DES MATIÈRES.....	378

---



# INSECTES SOCIAUX

BULLETIN DE L'UNION INTERNATIONALE  
POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX

---

*Comité de Rédaction :*

P. H. CHRISTENSEN, K. GÖSSWALD, P.-P. GRASSÉ,  
C. JUCCI, C. D. MICHENER, A. RAIGNIER, T. UCHIDA

---

TOME PREMIER

N° 4

MASSON & C<sup>ie</sup>, ÉDITEURS  
120, boulevard Saint-Germain, PARIS-VI<sup>e</sup>  

---

1954

---



## MÉMOIRES ORIGINAUX

### UNTERSUCHUNGEN ZUR KASTENDETERMINATION IN DER GATTUNG *FORMICA*

#### 4. PHYSIOLOGISCHE WEISELLOSIGKEIT ALS VORAUSSETZUNG DER AUFZUCHT VON GESCHLECHTSTIEREN IM POLYGYNEN VOLK

Von Karl GÖßWALD und Karlheinz BIER

(Aus dem Institut für Angewandte Zoologie der Universität Würzburg).

#### PROBLEMSTELLUNG.

Im Laufe der bisherigen Untersuchungen zur Kastendetermination in der Gattung *Formica* hatte es sich herausgestellt, daß sowohl blastogene wie auch trophogene Faktoren bei der Geschlechtstierentwicklung mitwirken (Gößwald und Bier, 1954). Es mußte jedoch als Lücke unserer Kenntnis von den Vorgängen der Kastendetermination empfunden werden, daß bei *Formica rufa rufo-pratensis minor* Gößw., der Kleinen Roten Waldameise (KRW) die Aufzucht von Geschlechtstieren im Formikar bisher nur in weisellosen Gruppen gelang, während bei Anwesenheit der eigenen Königin trotz des zum Geschlechtstier prädisponierten Eitypes (des W.-Eies) und der Pflege durch Arbeiterinnen mit Geschlechtstieraufzuchtstendenz (G-♀) niemals Geschlechtstiere, sondern immer nur ♀ (z. T. mit einem Anteil von Pseudogynen) entstanden.

Wir vermuteten, daß besondere Bedingungen, die im Freilandneste die Aufzucht von Geschlechtstieren ermöglichen, im Formikar nicht geboten wurden und zwar erschien uns nach Naturbeobachtungen die Temperaturverteilung im Nestbereich und das damit verbundene Verhalten der Königinnen während der Geschlechtstieraufzuchtperiode von besonderer Bedeutung. Es wurden deshalb Aufzuchtversuche in Formikaren mit Temperaturgradienten durchgeführt, über die wir in der folgenden Mitteilung berichten.



## MATERIAL UND METHODEN.

Für das Gelingen der bisherigen Aufzuchtversuche war ein Formikartyp Vorbedingung, der für die relativ großen Tiere der *Formica rufa*-Gruppe geräumig genug war und den Tieren möglichst optimale Lebensbedingungen bot und an dem ohne größere Störung der Zucht die notwendigen experimentellen Eingriffe vorgenommen werden konnten. Es bewährte sich ein aus zwei Glasaquarien bestehendes Formikar. Die Aquarien ( $30 \times 20$ , h 25 cm und kleinere Formate) besitzen an ihren Stirnseiten eine Bohrung von 24 mm  $\varnothing$  und sind durch eine entsprechend starke Glasröhre von 20 cm Länge mittels Gummimuffen miteinander verbunden. Auf beiden Seiten der Verbindungsröhre befinden sich 2—4 Stutzen von 10 mm, auf den mittels

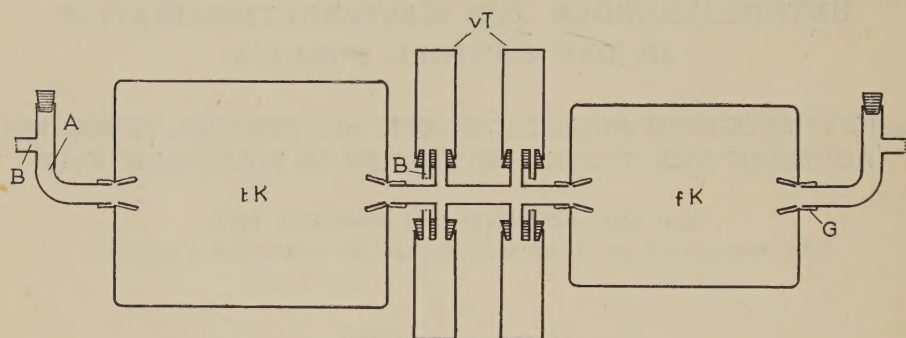


Abb. 1 : Schematische Aufsicht auf ein Formikar mit 2 Kammern. A = Abfallrohr, B = Belüftungstutzen, mit Bronzegaze verschlossen, G = Gummimuffe, innerhalb der Kammer mit Glaskonus gesichert, tK = trockene Kammer (zum Licht orientiert), fK = feuchte Kammer, vT = verdunkelte Tuben.

Korken Glastuben (Färbetuben) stecken, die durch Papiermanschetten verdunkelt werden. Die Korken sind durch einen Schellackbezug gegen Befraß gesichert. Die Tuben sowie die Böden der Glaskästen sind zur Regulierung der Feuchtigkeit mit einer 2 cm dicken Gipsschicht ausgegossen. Die Kammern werden mit Glasdeckeln abgedeckt, die zur Belüftung ein Loch von 60 mm  $\varnothing$  enthalten, das mit Phosphorbronze (mit Marmorzement auf dem Glas befestigt) abgedeckt ist. Auch die Glastuben werden durch ein zweites im Korken steckendes Röhrchen mit Gazekappe belüftet. Nach unseren Erfahrungen werden belüftete Tuben gegenüber unbelüfteten bevorzugt. An den freien Stirnseiten befinden sich als Abfallkammern belüftete Glasrohre, deren offenes Ende mit einem Korken verschlossen ist (Abb. 1).

Einer der beiden Glaskästen dient als feuchte Kammer, während der zweite, zum Licht orientierte, trocken gehalten wurde. In beiden Kammern und auch in die Tuben wurden Stücke 1 cm starker Torfplatten gegeben. Für Zuchten mit weniger als 100 ♀ wurden kleinere, aber prinzipiell gleiche Formikare unter Verwendung von Konservengläsern an Stelle der Aquarien hergestellt.



Die für die Temperaturversuche ursprünglich zwecks besserer Nachahmung der natürlichen Verhältnisse vorgesehene vertikale Nesttyp erwies sich als entbehrlich und die horizontale Nestanordnung konnte beibehalten werden. Der in Abb. 1 dargestellte Nesttyp wurde durch eine dritte Kammer erweitert. Ueber der vordersten Nest in 55 cm Höhe über dem Formikarboden eine Philips „Kükenbrutlampe“ von 150 W mit starkem Infrarotanteil angebracht. Die hintere Kammer wurde in eine Blechwanne eingestellt und unter Einschluß der Tuben mit mehreren Lagen von Tüchern abgedeckt und durch ständigen Zufluß von Wasser gekühlt (Abb. 2). Auf diese Weise wurde ein Temperaturgefälle von 25°–28° C Lufttemperatur in der erwärmten Kammer, 18°–20° C in der mittleren bis 11°–13° C in der gekühlten Abteilung des Formikars erreicht. Der Infrarotstrahler wurde, um dem Tag- und Nachtwechsel des Freilands nahe zu kommen, nur von 9<sup>00</sup>–18<sup>00</sup> eingeschaltet, während die Kühlung ständig in Betrieb war.

#### SONNUNGSPERIODE, EIABLAGUNG UND ABWANDERUNG DER KÖNIGINNEN.

Nach STEINER (1925) beträgt während der Aktivitätsperiode des Nestes die Temperatur im Zentrum der Nestkuppel von gut gedeihenden *Formica rufa*-Nestern 23°–29°, die Bodentemperatur in dem von ihm untersuchten Gebiete ca. 15° C während des Sommers. Die Bodentemperatur liegt im Raum von Würzburg in einer Tiefe von 50 cm während der Periode der Geschlechtstieraufzucht

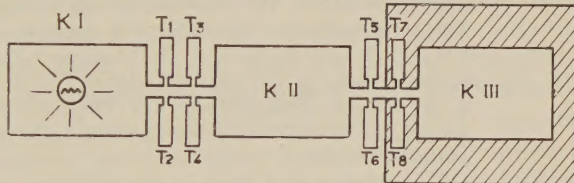


Abb. 2 : Aufsicht auf ein Formikar mit Temperaturgefälle, über der vordersten Kammer (K I) der Infrarotstrahler, der gekühlte Nestteil schraffiert, T 1–T 8 = verdunkelte Tuben.

die in diesem Zusammenhang allein von Interesse ist, zwischen 0°–5° C im März, 5°–10° C im April und 10°–14° C im Mai (1). Obwohl freilich die Möglichkeit einer geringen Temperaturerhöhung der Nestkammern auch im mineralischen Erdboden nicht ganz auszuschließen ist, entsprechen damit unsere temperierten Formikare nur im warmen Bereich den natürlichen Verhältnissen, während die Kühlung nicht ganz die Temperatur des Freilandes erreicht, da sich die Masse der Geschlechtstiere im März und April entwickelt.

In Formikaren des in Abb. 2 dargestellten Types wurden drei Aufzuchten durchgeführt, die in gleicher Weise verliefen, so daß die Wiedergabe eines Versuchsprotokolles ausreichend ist.

(1) Nach Messungen der Wetterwarte Würzburg-Stein.

(Prot. Nr. KRW 25.)

20. II.—In die mittlere Kammer (K II) wurden 6 ♀ + 3 000 ♂ eingesetzt, die aus einem noch in der Winterruhe befindlichem Neste stammten.
21. II.—Die ♂ haben sich im Formikar verteilt, die trockene Kammer (K I) ist am dünnsten, die kühle Kammer (K III) am stärksten besiedelt. Die Tuben 5-8 sind stark besetzt, auch mit ♀.
22. II.—Der Infrarotstrahler wird erstmalig (und von nun an täglich) von 9<sup>00</sup>—18<sup>00</sup> eingeschaltet. Die Arbeiterinnen sammeln sich erst zögernd, im Laufe des Tages in zunehmendem Maße in K I auf der bestrahlten Torfplatte (Sonnungsreaktion). Ein auf der Torfplatte aufliegendes Thermometer zeigt, wenn seine Quecksilberkugel von Ameisen bedeckt ist 36° C an, Lufttemperatur in K I 26,5° C.
24. II.—2 ♀ erscheinen mit den ♂ auf der Torfplatte und verschwinden nach ca. 10 Min. unter dieselbe. Arbeiterinnen sitzen (unter ständiger Ablösung der einzelnen Tiere) während der gesamten Bestrahlungsdauer dicht gedrängt auf den am intensivsten bestrahlten Stellen der Torfplatten. Aufenthalt der ♀ in K I auf oder unter der Torfplatte oder in den Tuben (T 1-4) bzw. deren Verbindungsstücke.
25. II.—Erstmalig eine ♂ beim Transport von Eiern aus K I in die angrenzenden Tuben beobachtet.
28. II.—Gleichartiges Verhalten der ♀ seit dem 24. II., es wandert heute erstmalig eine ♀ nach K II zurück. Während der Nacht (d. h. ohne Erwärmung von K I) halten sich die ♀ in den Tuben 1—4 auf.
6. III.—Die Ansammlung der ♂ in K I zur Sonnung ist nur noch unmittelbar nach Einschalten des Infrarotstrahlers stark, sie läßt innerhalb der ersten Stunde nach. ♀ wurden seit dem 2. III. nicht mehr oben auf der Torfplatte von K I beobachtet. Unter der Torfplatte von K I befinden sich reichlich Junglarven und Eier, am 5. III. wurden bei der morgendlichen Kontrolle unter der Torfplatte zwischen der Brut 1 ♀ gesehen.  
2 ♀ in T 5 + 6, 3 ♀ in T 7, in T 7 auch 8 Eier.
13. III.—Keine ♀ mehr in T 5 oder 6, sondern nur noch in den gekühlten Tuben 7-8, d. h. weitere Erniedrigung des Thermopräferendums bei den meisten ♀, während sich 1 ♀ wiederum bei den Larven unter der Torfplatte von K I aufhielt.
21. III.—In K I Larven und Puppen von ♂-Größe und 2 ♀ unter der Torfplatte, 4 ♀ in T 7 und 8, dort auch Eier.
1. IV.—Es sind etwa 120 ♂-Puppen und 200 Larven bis zu ♂-Größe aufgezogen worden, es entstanden aber keine Geschlechtstiere.  
Versuch beendet.

Während der Dauer der Versuche spielte sich unter den konstanten Bedingungen des Formikars ein auffälliger Wechsel des Verhaltens der ♀ ab. In den ersten Tagen suchten die Königinnen den wärmsten Bezirk der Nestanordnung auf, wobei sie sich sogar dem Lichte aussetzen. In dieser warmen Temperatur kommt es rasch zur Eiablage und darauf setzt eine Abwanderung in die kühleren Regionen des Formikars ein, die sich über mehrere Tage erstreckt und zunächst in den mittleren Temperaturbereich führt.

Diese Verhaltensweise der ♀ darf als typisch angesehen werden, denn sie deckt sich mit den Freilandbeobachtungen. Nach dem Erwachen aus der Winterruhe findet in den *Formica rufa*-Nestern eine Sonnungsperiode statt, in der sich nicht nur die ♂, sondern auch die ♀ auf der Nestoberfläche ansammeln und sich den wärmenden Sonnenstrahlen aussetzen (GÖSSWALD,



1951 a). Diese Periode ist zeitlich begrenzt, die Königinnen legen ihre ersten Eier noch in der Nestkuppel, aber wenn die ersten Larven schlüpfen, sind die Königinnen bereits äußerst selten in dem aus organischem Nestmaterial bestehenden, durch eigenen Wärmehaushalt erwärmten Oberteil des Nestes zu finden, sie halten sich dann in den unteren, im kalten mineralischen Boden gelegenen Kammern und Gängen auf. Die Abwanderung aus der Wärme in die Kälte stimmt somit im Formikar und Freiland überein. Es entspricht aber nicht dem Verhalten unter natürlichen Bedingungen, daß im Versuch ein Teil der Königinnen in der Wärme zurückbleibt oder in den warmen Bereich wieder zurückwanderte. Wenn im Freiland Geschlechtstierlarven in der Nestkuppel vorhanden sind, gelingt es nur ganz ausnahmsweise von den vielen Hunderten von Königinnen eines KRW-Nestes, die während der Sonnung und Eiablage sich dort aufhielten, noch eine zwischen der Brut zu finden. Die naheliegendste Erklärung für das vom Freiland abweichende Verhalten im Formikar ist, daß in der Temperatur der kältesten Kammer, die mit 11°—13° C die Kälte des Erdbodens während der Geschlechtstieraufzucht nicht erreicht, die ♀ nur ungenügend inaktiviert sind (1) und eine Rückwanderung stattfindet, die vielleicht durch den Nahrungsmangel hervorgerufen wird. Eventuell ist auch die Temperatur nicht allein entscheidend, Abweichungen vom natürlichen Gradienten der Verdunstungsrate im Sinne von WELLINGTON (1949), die Lichtverhältnisse im Kunstnest oder die horizontale Nestanlage mögen dafür verantwortlich sein, daß nicht alle Königinnen in den kühlgsten Formikarteil wanderten oder dort verblieben. Eine weitere Möglichkeit ist, daß eine kurzfristige Rückkehr, verbunden mit der Ablage weiterer Wintereier, zum natürlichen Verhalten gehört. Eine Analyse der einzelnen Faktoren war unter den komplexen Bedingungen des Staatslebens im Formikar zunächst nicht möglich, wiederum zeigte sich nur so das Normalverhalten der ♀. Eine Entscheidung muß weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben. Es soll aber nochmals betont werden, daß in jedem der drei Versuche nur eine oder zwei ♀ im warmen Nestteil gefunden wurde, die Masse der ♀ sich nach der Sonnung, immer im kühlgsten Formikarabschnitt aufhielt.

Der Aufenthalt einer einzigen Königin in der warmen Kammer bei der prospektiven Geschlechtstierbrut macht es bereits erklärlich, daß aus diesem Gelege nur ♂ entstanden, konnten wir doch bereits früher zeigen, daß eine ♀ bei 3 500 ♂ die Aufzucht von Geschlechtstieren unterdrückt (GÖßWALD U. BIER, 1953). Zudem können auch die im kühlgsten Formikarabschnitt befindlichen Königinnen, die, wie bereits oben erörtert, nicht in dem der Natur entsprechenden Ausmaß inaktiviert sind, immer noch einen das kleine Formikarvolk zu stark belastenden Nahrungsbedarf haben. Es bestehen Anhaltspunkte dafür (GÖßWALD U. BIER, 1954, S. 241), daß diejenigen Stoffe, die die Entwicklung zum Geschlechtstier ermöglichen, auch zur Fütterung der Königinnen Verwendung finden.

(1) STUMPER (1922) hat an Hand verschiedener Kriterien einen Aktivitätsbereich von 8°—10° bis 40° für *Formica rufa* ermittelt.



Um die durch das Rückwandern und/oder den Verbleib einzelner Königinnen in der warmen Kammer bedingte Fehlerquelle bei der Reproduzierung der natürlichen Verhältnisse während der Geschlechtstieraufzucht auszuschalten, wurde eine Einrichtung geschaffen, die eine Rückkehr der Königinnen aus dem kalten Formikarteil in die warme Abteilung unterband. Da eine stärkere Inaktivierung der ♀ durch Steigerung der Kühlung in K. III mit den zur Verfügung stehenden Mitteln nicht möglich war, wurde das Zurückwandern der ♀ mechanisch durch Einbau von Schiebern verhindert, die bei Versuchsbeginn den ganzen Durchgang offen ließen und nach Abwanderung der ♀ so gestellt werden konnten, daß mehrere Schlitze von 2,4 mm Höhe und 6 mm Breite als

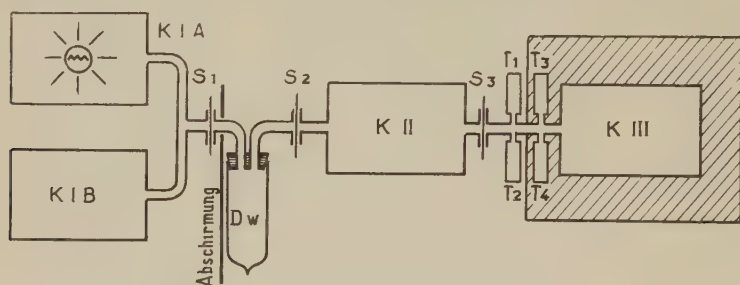


Abb. 3 : Formikar wie in Abb. 2. S 1, 2, 3 = Sperrschieber, Dw = Dewargefäß, K I a = bestrahlte Kammer, K I b = Futterkammer, weitere Erklärungen im Text.

Durchgang vorhanden waren, durch die die ♀ verhältnismäßig ungestört die Königinnen dagegen nicht mehr passieren konnten. Weiterhin wurde, ebenfalls mit dem Ziel sich den Freilandbedingungen möglichst zu nähern, den Ameisen durch Einbau eines wärmeisolierten Nestteiles der Anreiz gegeben, einen eigenen Wärmehaushalt aufzubauen. Zwischen der erwärmten und der mittleren Kammer wurde ein Dewargefäß eingeschaltet. Lediglich aus praktischen Gründen wurde neben der bestrahlten Kammer (K. I a) eine zweite angeordnet, in der gefüttert wurde (K. I b). In Abb. 3 ist dieses Formikar schematisch dargestellt.

Während das Verhalten der Königinnen in diesem Versuch im Prinzip dem der vorangegangenen Zuchten glich, zeigte das der ♀ im Zusammenhang mit der gebotenen Möglichkeit zur Errichtung eines eigenen Wärmehaushalts Besonderheiten, die sich letztthin auch auf die Kastendeterminanten auswirkten.

Die Raumtemperatur betrug während der Versuchsdauer am Morgen  $19^{\circ} + 1^{\circ} \text{ C}$ , die Temperatur im Dewargefäß (Dw) lag zu diesem Zeitpunkt regelmäßig um  $1,5\text{—}2,5^{\circ} \text{ C}$  höher. Darauf stieg täglich nach Einschalten des Infrarotstrahlers nicht nur in K I a, sondern auch im Dw die Temperatur weiterhin an. Sie betrug im Mittel  $12^{\circ}$  (d. h. nach 3stündiger Bestrahlung)  $24^{\circ} \text{ C}$ ,  $15^{\circ}$   $25,5^{\circ} \text{ C}$  und  $18^{\circ}$  (bei Abschalten des Strahlers),  $27,5^{\circ} \text{ C}$ , während die Raumtemperatur übertags durchschnittlich um  $0,5^{\circ} \text{ C}$  anstieg. Das Dw war gegen den Infrarotstrahler abgeschirmt, so

daß seine Erwärmung nicht auf die geringe seitliche Abstrahlung der Kükenbrutlampe zurückgeführt werden kann. Vor allem aber zeigte das Dw nach Versuchsende ohne Ameisen, unabhängig ob der Infrarotstrahler in Betrieb war oder nicht, keine Temperaturerhöhung gegenüber der Raumtemperatur. Die Temperatursteigerung kann also nur auf die Tätigkeit der Ameisen zurückgeführt werden.

Mit Einschalten des Infrarotstrahlers setzte nun ein starkes Hin- und Herlaufen von ♀ aus dem Dw nach K Ia und zurück ein, das erst nach Ausschalten des Strahlers nachließ. Auf dem Rückweg trugen viele ♀ eingerollte Genossinnen in der für Camponotinen typischen Manier. In welchem Maße dabei die zunehmende Temperatur des Dw durch die Rückkehr der erwärmten ♀ aus K Ia oder deren erhöhtem Stoffwechsel verursacht wurde, wird erst nach dem Abschluß speziell auf die Probleme des Wärmehaushalts gerichteter Untersuchungen gesagt werden können.

Der Auszug aus dem Versuchsprotokoll gibt nur die wichtigsten, von den vorherigen Zuchten abweichenden Daten wieder. (Prot.-Nr. KRW 26.)

(Prot.-Nr. KRW 26.)

1. IV.—In K II 2 ♀ + 3 500 ♀ aus einem noch in Winterruhe befindlichem Nest eingesetzt.
5. IV.—♂ mit einigen Eiern in den Mandibeln in I a.
6. IV.—♂ nicht mehr zur Sonnung in I a, 1 ♀ in K II zurückgewandert. Kontrolle in Dw : ca. 1 000 ♀, 250 Eier, 1 ♀. Das Weibchen aus Dw wird ebenfalls in K. II gesetzt und der Schieber S<sub>2</sub> auf Arbeiterinnendurchgang gestellt. Eier und ♀ werden nach Wiedereinbau des Dw in K I b gegeben, von wo die ♀ unter Mitnahme der Eier nach Dw zurückgehen.
18. IV.—30 ♀ in K II mit roten Farbflecken am Gaster markiert, 30 ♀ in K I a gelb gekennzeichnet. Beide ♀ befinden sich in T 2, dort auch 3 Eier.
19. IV.—8<sup>30</sup> 4 rote ♀ in K I a, 1 gelber in K II, die Masse der ♀ ist also in ihren Kammern verblieben. 2 Larven, über ♀-Größe, werden von I a nach Dw geschleppt.
21. IV.—8<sup>30</sup> 7 rote ♀ in K I a, 4 gelbe in K II, 2 gelbe und 3 rote in K III beobachtet. 1 ♀ in T 3, das andere in T 4.
28. IV.—Versuchsende. Abtötung und Auszählung der Tiere.

In : K I a 600 ♂

K I b 340 ♂

Dw 1 100 ♂ + 32 ♀-Puppen, 24 ♂-Puppen, 63 Geschlechtstier-Nymphen, 42 Geschlechtstier-Larven, 80 kleine Larven und Eier.

K II 700 ♂

T 1-4 + K III 560 ♂ + 2 ♀, 35 Eier

und 140 tote ♂ in den Abfallkammern.

Von den 60 gekennzeichneten ♀ war bei 39 die Markierung erhalten :

gelb = 5 in K I a, 1 K I b, 6 Dw, 2 K II, 3 K III ;

rot = 3 in — 2 — 5 — 8 — 4 —

Mit diesem Versuch war somit die Aufzucht von Geschlechtstieren bei der KRW neben der ♀ im Formikar gelungen. Als Voraussetzungen erwies sich das Vorhandensein eines Temperaturgefälles im Nest und eine Abwanderung der ♀ aus dem warmen Nestteil, wodurch sie sich von der Brut entfernen, die von den Arbeiterinnen im warmen Nestteil großgezogen wird. Im Freiland befindet sich die Geschlechtstierbrut in der

„beheizten“ Nestkuppel, während später im Sommer die Larven, die Arbeiterinnen ergeben, in den unteren Nestkammern bei den Königinnen liegen.

Weiterhin bewirkt der Aufenthalt der ♀ in der erniedrigten Temperaturstufe bei ihnen als poikilothermen Tieren eine Verlangsamung des Stoffwechsels, d. h. unter anderem eine Verringerung des Nahrungsbedarfs pro Zeiteinheit und schließlich eine verminderte Versorgung durch die Arbeiterinnen, die sich unmittelbar beobachten ließ. (Tab. 1.)

TABELLE 1.

*In einem Zeitraum von 5 Min. aus dem Dewargefäß auslaufende Arbeiterinnen.*

DATUM.	TEMPERATUR im Dewargefäß.	AUSLÄUFE AUS DEM DW.		BEMERKUNGEN.
		nach K I a + b	nach K II	
18. IV.	27,5° C	408	96	
20. IV.	27,5° C	331	96	
21. IV.	21,5° C	101	27	Vor Einschalten des Infrarotstrahlers.
21. IV.	29,0° C	402	100	Nach 8stündiger Bestrahlung

Aus dem Verhalten des Volkes im Temperaturgradienten resultiert somit:

1. Eine räumliche Trennung von Brut und Königin, 2. Verbleiben der Brut bei den aktiven Arbeiterinnen im warmen Nestteil, 3. Verlangsamung des Stoffwechsels der Königinnen bei niedriger Temperatur und 4. eine minimale Kommunikation zwischen dem warmen und kalten Nestteil, da nur eine geringe Zahl von ♀ die Verbindung aufrecht erhält.

Alle diese Vorgänge bewirken einen Zustand, der am kürzesten mit dem Ausdruck „physiologische Weisellosgigkeit“ (1) gekennzeichnet ist, und der den im warmen Nestabschnitt befindlichen Arbeiterinnen die Konzentrierung ihrer vollen Pflegeleistung auf die Brut ermöglicht.

Dies kann aber noch nicht erklären, daß in diesem Versuch bei physiologischer Weisellosgigkeit eine viel höhere Quote von Geschlechtstieren entstand als in Zuchten mit absoluter Weisellosgigkeit (Tab. 2).

Die große Anzahl der in der Zucht KRW 26 entstandenen Geschlechtstiere kann nur darauf zurückgeführt werden, daß die zeitweilige Einwirkung höherer Temperatur und zwar in einer von der Arbeiterin selbst gewählten Dauer, die Tätigkeit von Drüsen, deren Sekrete für die Kastendetermination wichtig sind, stark fördert. Der Anreiz für den starken Besuch der Kammer I a können nur die erhöhte Raumtemperatur und die strahlende Wärme des Infrarotstrahlers gewesen sein. Nur etwa 10 %

(1) Dieser Terminus findet sich bei PAIN (1954), der ihn zur Charakterisierung experimentell erzeugter Zustände mit einer innerhalb des Volkes gekäfigten Königin benutzt.



TABELLE 2.

Aufzuchtergebnisse bei Futterüberschuß im isothermen Formikar und solchem mit Temperaturgefälle.

PROT. NR.	ANZAHL.	VERSUCHSBEGINN.	EITYP.	ZUCHTERGEBNIS.	TEMPERATUR
KRW w15	600 ♀	11. III.	w-Eier	4 ♀	isotherme Zucht 27°
KRW 12	4 000 ♀	26. II.	w-Eier	4 ♀	isotherme Zucht 27°
KRW 26	2 ♀ + 3 500 ♂	1. IV.	w-Eier	32 ♀ + 24 ♂ 105 Geschlechtstierlarven und Nymphen	Temperaturgradient von 11°—29°

der aus dem Dewargefäß, in dem sich die Geschlechtstierbrut befand, nach der wärmeren Seite des Formikars auslaufenden ♀ (vgl. Tab. 1) wandte sich der K I b zu, in der das Futter geboten wurde. Im Formikar, wie auch in der Natur dürfte während des Aufbaus des eigenen Wärmehaushaltes im noch winterkalten Nest durch die Einwirkung strahlender Wärme eine Mobilisierung der Stoffwechselvorgänge der ♀ bewirkt werden, durch die sowohl die zur Geschlechtstieraufzucht notwendigen Aufbaustoffe wie auch Energie zur Errichtung des Wärmehaushaltes frei wird. Da in dieser frühen Jahreszeit weder jagdbare Beute noch Rindenlausexkremente in nennenswertem Umfang zur Verfügung stehen, geht diese Aktivität der Arbeiter im Freiland zunächst zum größten Teil auf Kosten ihrer körpereigenen Reserven. Es hat sich im Formikarversuch gezeigt, daß diese Reserven nicht sofort und nicht in vollem Umfang verbraucht werden. Von den in die mittlere Kammer eingesetzten Arbeiterinnen wanderte eine große Anzahl in die kühlfte Kammer und nur ein Teil ging in der warmen Kammer zu gesteigerter Aktivität über. Es kann zunächst nicht gesagt werden, ob das unterschiedliche Verhalten Ausdruck einer verschiedenen Vorgeschichte der ♀ (Lebensalter, Beginn der Winterruhe, Winterruhe in thermisch mehr oder weniger günstigen Bezirken des Nestes usw.) oder eine schnelle ganzheitliche Regulation der vom Volksganzen abgetrennten Formikarpopulation ist (1). Aus dem Aufenthalt der markierten Arbeiter (vergl. Zuchtprotokoll KRW 26) ist aber zu entnehmen, daß sich der Wechsel der ♀ von Temperaturstufe zu Temperaturstufe langsam vollzieht und nicht mit dem ständigen Hin- und Herlaufen vom Dewargefäß zur bestrahlten Kammer zu vergleichen ist. Bei Versuchsende befanden sich noch über die Hälfte der Tiere in der gleichen Temperaturstufe, in der sie 10 Tage vorher markiert worden waren.

(1) HERTER hat bereits 1924 gezeigt, daß das Thermopraeferendum bei *Formica* von der vorangegangenen Temperatur deutlich beeinflusst wird.

EIN VERGLEICH MIT DER WIESENAMEISE,  
*Formica rufa pratensis* RETZ.

Bereits in den vorhergehenden Untersuchungen hatte sich der Vergleich der beiden morphologisch äußerst ähnlichen, nahe verwandten Arten fruchtbar erwiesen und tiefgreifende Unterschiede gezeigt. Obwohl die *pratensis*-Nester meist sonniger gelegen sind als die der Waldameisen, entstehen ihre Geschlechtstierbruten im Durchschnitt etwas später. Die Nestkuppeln der beobachteten freigelegenen *pratensis*-Nester sind nur schwach entwickelt und stark mit mineralischem Material durchsetzt. Die durch den Stoffwechsel der Nestinsassen erzeugten geringen Wärmemengen werden zu einem ständigen Wärmehaushalt keinesfalls ausreichen. Demzufolge kann auch eine physiologische Weisellosigkeit, die ja einen Wärmegradienten voraussetzt, nicht die Rolle spielen wie im Waldameisen-nest. Während Perioden starker Insolation wird zwar ein Wärmegefälle von den oberen Nestpartien zu den tiefgelegenen Kammern vorhanden sein und das Verhalten der Königin ist das gleiche wie das der Waldameisen: während der Sonnung Aufenthalt auf der Oberfläche, danach Abwanderung in die tieferen Regionen des Nestes (1). Da aber der Temperaturgradient hier mehr vom Wetter abhängig ist, kann er doch nur episodischen Charakters sein und nicht die Differenzen aufweisen wie bei der Waldameise. Daß dem Zustand der physiologischen Weisellosigkeit hier keine so große Bedeutung zukommt, ließ sich experimentell zeigen, indem bei *pratensis* die Aufzucht von Geschlechtstieren im isothermen Nest neben der Königin gelingt (Tab. 3) und es nur vom zahlenmäßigen Verhältnis der ♀ zur ♀ abhängt, ob bei G-Tendenz der Arbeiterinnen Weibchen oder Arbeiterinnen aufgezogen werden.

TABELLE 3.

Aufzuchtergebnisse bei *Formica rufa pratensis* bei unterschiedlichem zahlenmäßigen Verhältnis von ♀ : ♀.

PROT. NR.	ANZAHL.	VER- HÄLTNIS ♀ : ♀	VERSUCHS- BEGINN.	ZUCHT- ERGEBNIS.	BEMERKUNGEN.
Prat. 20 + ♀	1 ♀ + 600 ♀	1 : 600	11. III.	8 ♂, 1 ♀	danach (bei Anwesenheit der ♀) nur ♀
Prat. 44 + ♀	3 ♀ + 1 400 ♀	1 : 466	19. III.	fortlaufend ♀	
Prat. 46 + ♀	1 ♀ + 250 ♀	1 : 250	22. III.	fortlaufend ♀	
Prat. 36 prat.	30 ♀	0 : 30	31. III.	2 ♀	Eier einer <i>pratensis</i> ♀ zugegeben

(1) Es ist überhaupt eine allgemeine Erscheinung in unserem Klima, daß nach dem Winter die Königin die oberen, durch die Insolation erwärmten Nestbezirke aufsucht. Allerdings erscheinen nur bei den wehrhaften *Formica rufa*-Arten die Königinnen auf der Nestoberfläche, bei den anderen Arten halten sich die ♀ unmittelbar unter dem als Wärmeantenne wirkenden Neststein oder in dem oberen Teil der Erdkuppel auf (Gößwald, 1932).

## ERÖRTERUNGEN.

Die Deutung der experimentellen Befunde, wie auch die Naturbeobachtungen an den untersuchten Arten schloß die Auffassung ein, daß die Königin des Staates als Antagonistin der Aufzucht von Geschlechtstieren funktioniert. Da diese Vorstellung von prinzipieller Bedeutung für die Regulation im Insektenstaat ist, soll sie noch näher begründet werden.

Bei monogynen Ameisenarten mit entwickeltem Kastendimorphismus (von den primitiven Formen mit geringen Kastenunterschieden soll hier abgesehen werden) ist die Entstehung von Geschlechtstieren an ein gewisses Alter des Staates gebunden. Der wesentlichste Vorgang beim Heranwachsen des Volkes ist eine fortwährende Vermehrung der ♀-Anzahl, d. h. das zahlenmäßige Verhältnis von ♀ : ♂ ändert sich ständig zugunsten der ♀. Wenn wir die Königin als Kostgängerin der ♂ betrachten, was zweifellos der Fall ist, so kommen immer mehr „Erzeuger“ auf den einen „Verbraucher“. Neben dem Verbraucher „Königin“ steht aber noch die Verbrauchergruppe „Larven“, deren Konkurrenz sich auch bei der Unterdrückung der latent vorhandenen Arbeiterinnenfertilität gezeigt hat, wobei aber die ♀ die größere Wirkung, d. h. einen von den ♂ bevorzugt bedienten Konsum spezifischer Nahrungsstoffe hat (BIER, 1954).

Da die Aufnahmefähigkeit der Königin für die von den ♂ bereitgestellten spezifischen Futterstoffe zwar sehr steigerungsfähig, aber nicht unbegrenzt sein kann, müssen schließlich immer größere Anteile an die Verbrauchergruppe Larven kommen, was sich zunächst in einer zunehmenden Arbeitergröße und schließlich in der Erzeugung von Geschlechtstieren auswirkt. Daß von diesem Zeitpunkt an nicht nur noch ausschließlich Geschlechtstiere erzeugt werden, kann nun vom Vorkommen verschiedener Eitypen mit unterschiedlicher „Praedisposition“ und/oder unterschiedlichen trophischen Potenzen der ♂ abhängen, die ihrerseits wiederum hervorgerufen werden von periodischen Klimaumschwüngen. In dieser Hinsicht ergeben sich bemerkenswerte Parallelen zwischen den tropischen Ecitonarten und den *Formica-rufa*-Arten des gemäßigten Klimas. Bei diesen entwickeln sich die Geschlechtstiere nach dem Uebergang vom Winter zur wärmeren Jahreszeit und bei jenen in der Regel nach dem Ende der Regenzeit in der frühen Trockenperiode (SCHNEIRLA, 1948, 1949).

Die bei monogynen wie auch schwach oligogynen Arten während des Wachstums des Volkes stattfindende ständige Verschiebung des Verhältnisses von ♀ zu ♂ wird bei den stark polygynen Arten dadurch gestört, daß in großen Nestern einer starken Arbeiterinnenpopulation nun auch eine große Anzahl von Königinnen gegenübersteht, ja durch ständige Adoption von neuen Königinnen eine schwach rückläufige Veränderung des ♀-♂ Quotienten auftreten kann (GÖßWALD, 1951 b). Wenn trotzdem Geschlechtstiere entstehen sollen, so ist im Sinne der eben entwickelten Betrachtungsweise der Schluß am naheliegendsten, daß während der Geschlechtstieraufzucht die Verbraucherpotenz der ♀ sehr gering oder die Erzeugerpotenz der ♂ außerordentlich gesteigert ist. Aber unter isothermen



Bedingungen treffen beide Möglichkeiten für die Waldameise nicht zu. Die erstere nicht, weil eine einzige Königin der KRW noch bei 3 500 ♀ die Aufzucht von Geschlechtstieren unterdrücken kann, auch wenn der praedisponierte Eityp und die trophogene Potenz für die Erzeugung von Sexualformen vorhanden sind. Die zweite Möglichkeit trifft ebenfalls nicht zu, weil alle bisherigen vergleichenden Aufzuchten gegenüber der monogynen bis schwach oligogynen Wiesenameise gezeigt haben, daß die KRW-♀ viel geringere trophische Potenzen zur Aufzucht von Weibchen haben.

Durch den Temperaturgradienten werden aber zur Zeit der Geschlechtstieraufzucht die beiden geforderten Voraussetzungen zur Entwicklung von Geschlechtstieren im polygynen Staat erfüllt.

Der großen Bedeutung des Wärmehaushalts für das Staatsleben entsprechend, ist auch der Temperatursinn bei *Formica* sehr gut ausgeprägt (HERTER, 1924). Es kann aber nach unseren Aufzuchten nicht mehr überraschen, daß die Waldameisenarbeiterinnen in der Temperaturorgel kein einheitliches Verhalten zeigen, denn ein unterschiedliches, von inneren Bedingungen abhängiges, in weitem Spielraum wechselndes Thermopraeferendum der Arbeiterinnenpopulation dürfte eines der wichtigsten Mittel sozialer Regulation bei den zum Aufbau eines Wärmehaushalts befähigten Waldameisen sein, wobei Futtersaftproduktion und -verteilung mit der Wärmeregulation harmonisch ineinander greifen

### **Zusammenfassung.**

1. Es werden Formikare mit einem Feuchtigkeits- und Temperaturgefälle beschrieben.

2. In den Formikaren mit Temperaturgefälle durchgeführte Zuchten mit *Formica rufa rufo-pratensis minor* Gößw. zeigen eine Verhaltensänderung der Königinnen; nach dem Erwachen aus der Winterruhe suchen sie den wärmsten Formikarteil auf, nach der Ablage der Wintereier wandern sie in den kühlgsten Abschnitt des Formikars ab.

3. Wenn ein Formikarteil mit geringer Wärmeableitung vorhanden ist, so wird darin eine erhöhte Temperatur aufrecht erhalten, die weiter ansteigt, wenn eine andere Kammer des Formikars von außen erwärmt wird.

4. Während im isothermen Formikar neben der ♀ zu allen Jahreszeiten nur ♀ entstehen, entwickelt sich im Formikar mit Temperaturgradienten nach Abwanderung der Königinnen (und Verhinderung ihrer Rückkehr) die Brut im warmen Abschnitt des Formikars zu Geschlechtstieren. Es wird gefolgert, daß „*physiologische Weisellosigkeit*“ eine Voraussetzung zur Aufzucht von Geschlechtstieren im polygynen Volk ist.

5. Bei der mono- bis schwach oligogynen Wiesenameise gelingt die Aufzucht von Sexualformen im isothermen Formikar bei Anwesenheit der ♀, wenn die Anzahl der ♀ genügend groß ist (1:600), während bei der

polygynen Waldameise ein Verhältnis von 1 : 3 500 noch nicht ausreichend ist.

6. Die Bedeutung des zahlenmäßigen Verhältnisses der ♀ zu ♂ und die Rolle der Königin als Antagonist der Aufzucht von Geschlechtstieren wird erörtert.

### Summary.

1. Various kinds of Formicars with a gradient of temperature and moisture are described in the following.

2. Among the breeds raised in Formicars by gradient of temperature a change of behaviour is shown by the queens of those breeds raised with *Formica rufa rufo-pratensis minor* Gößw. The queens having awaked from their hibernation move to the warmest part of the Formicar. After having laid their hibernal eggs they move to the coolest section of the Formicar.

3. Given a section of a Formicar with a slight capacity of transferring temperature an increased temperature is maintained therein which rises further as soon as another part of the Formicar is warmed up from outside.

4. In the isothermal Formicar apart from the queen only ♂ are produced throughout all seasons. After the migration of the queens—the return of which is prevented—the breed in the warm section of the Formicar with a gradient of temperature develops to insects of determinate sexes. Thereof can be concluded that physiological absence of ♀ is a precondition of the breeding of determinate sexes in a polygyne swarm.

5. The raising of the mono-or slightly oligogyne *Formica pratensis* Retz. proves to be successful in regard to sexual forms in the isothermal Formicar, if ♀ are present, and when the number of ♂ is large enough (1:600), whereas with the polygyne "Waldameise" a ratio of 1:3 500 is not sufficient.

6. The importance of the ratio between ♀ and ♂ and the rôle the ♀ plays as an antagonist in the breeding of determinate sexes are discussed.

### Sommaire.

1. On décrit ici des nids artificiels comportant un gradient de température et un gradient d'humidité.

2. Les élevages poursuivis dans ces nids ont montré que la réaction des ♀ de *Formica rufa rufo pratensis* se modifie au cours de l'année. Lorsqu'elles redeviennent actives après l'hibernation, elles recherchent la partie la plus chaude du nid ; après avoir déposé leurs œufs d'hiver, elles recherchent la partie la plus froide.

3. Si une des parties du nid artificiel est mauvaise conductrice de la chaleur, il y règne une température plus élevée que dans les autres régions

et cette température augmente dès qu'on chauffe une autre partie du nid par l'extérieur.

4. Dans les nids isothermes, abstraction faite de la ♀, on ne voit apparaître que des ♂ quelle que soit la saison. Par contre, dans les nids à gradient de température, après la migration des ♀ (dont on empêche le retour), le développement du couvain dans la région chaude donne naissance à des insectes à sexe déterminé. On en déduit que l'absence physiologique totale des ♀ est une première condition de l'apparition de sexués dans l'essaim polygyne.

5. Dans les nids isothermes, l'apparition des sexués se produit lorsque le nombre des ouvrières est suffisant : 1/600 chez les oligogynes « Wiesenameise » ; 1/3 500 chez les polygyes « Waldameise ».

6. On discute de l'importance du rapport numérique entre ♀ et ♂, ainsi que le rôle antagoniste de la ♀ pour l'apparition des sexués dans la colonie.

#### LITERATUR.

1954. BIER (K.). — Ueber den Einfluß der Königin auf die Arbeiterinnenfertilität im Ameisenstaat (*Ins. Soc.*, **1**, 7-19).
1932. GÖßWALD (K.). — Oekologische Studien über die Ameisenfauna des mittleren Maingebietes (*Z. wiss. Zool.*, **142**, 1-156). — 1951 a. Die Rote Waldameise im Dienste der Waldhygiene (*Lüneburg, Metta Kinau*). — 1951 b. Ueber den Lebenslauf von Kolonien der Roten Waldameise (*Zool. Jb. System Oekol. u. Geogr.*, **80**, 27-63).
1953. GÖßWALD (K.) und BIER (K.). — Untersuchungen zur Kastendetermination in der Gattung *Formica*. 2. Die Aufzucht von Geschlechtstieren bei *Formica rufa pratensis* Retz (*Zool. Anz.*, **151**, 126-134). — 1954. 3. Die Kastendetermination von *Formica rufa rufo-pratensis minor* Gößw. (*Ins. Soc.*, **1**, 229-246).
1924. HERTER (K.). — Untersuchungen über den Temperatursinn einiger Insekten (*Z. vergl. Physiol.*, **1**, 221-288).
1954. PAIN (I.). — La « substance de fécondité » dans le développement des ovaires des ouvrières d'abeilles. Critique des travaux de Müssbichler (*Ins. Soc.*, **1**, 59-70).
1948. SCHNEIRLA (T. C.). — Army-ant life and behavior under dry-season conditions with special reference to reproductive functions. 2. The appearance and fate of the males [*Zool. (New-York)*, **33**, 89-112]. — 1949. 3. The course of reproduction and colony behavior (*Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **94**, 1-81).
1925. STEINER (A.). — Ueber den sozialen Wärmehaushalt der Waldameise (*Formica rufa* var. *rufo-pratensis* For.) (*Z. vergl. Physiol.*, **2**, 23-56).
1922. STUMPER (R.). — Études sur les fourmis IV. — L'influence de la température sur l'activité des fourmis (*Ann. Soc. entom. Belg.*, **52**, 137-140).
1949. WELLINGTON (W. G.). — The effects of temperature and moisture upon the behavior of the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* Clem. 1. The relative importance of graded temperatures and rates of evaporation in producing aggregations of larvæ. 2. The responses of larvæ to gradients of evaporation (*Sci. Agricult.*, **29**, 201-215 and 216-229).



# ON THE CHANGE IN OCCUPATION BY TERMITE COLONIES OF MOUNDS AFTER CONVERSION OF A JUNGLE AREA INTO RICE-FIELDS IN JAVA

by Dr L. G. E. KALSHOVEN

*Blaricum, Netherlands.*

When travelling by train from Djakarta eastwards to Tjirebon through the vast cultivated plain covered with rice-fields, one passes a considerable stretch of land which is characterised by numerous mounds, about 1 m high and 3-5 m across the base, with a flattened top or dome-shaped, partly crowned with a few shrubs. (Fig. 1). Most of them are situated at intersections of the small dikes in the rice-fields or they form part of a dike, several lie in the middle of a section of the paddy-fields. They are particularly numerous near the stations of Haurgeulis, Plosokerep and Djatibarang in the Indramayu plain. It is very little known to the general public that these hills are all remnants of termite mounds from the former jungle. Originally the country was covered by lowland forest (containing valuable teak), bamboo groves and other jungle growth. The clearing of the forest and the breaking up of the land may have begun some 60-70 years ago, when people started to turn the area into rice-fields mainly dependent on rainwater for flooding. Some parts of the terrain are slightly undulating and here the shallow valleys have been made into rice-fields and the more elevated parts are used mainly for grazing. To the south the area gradually passes into a vast wild tract of savannah type, partly belonging to the forest district of Indramayu. Patches of old teak forests mixed with some recent teak plantations lie scattered amidst waste land wholly covered with high 'siil' grass (mainly *Andropogon amboinense*) and alternating with marshy land. During the rainy season the water cannot drain off and the whole terrain becomes swampy; in the dry season the soil cracks and large grass and bush fires sweep over it. These conditions have given rise to the typical kind of vegetation called 'fire-savannah'. Termite mounds are numerous here too, but they are less conspicuous than in the open fields as they are hidden in dense thickets or covered with high grass. Old mounds often support rather large trees in addition to lower vegetation.

Dr. van STEENIS, the well known authority on types of indomalayan vegetation and Dr. THORENAAR, who taught forestry and soil sciences in Bogor at the time, visited the area repeatedly in 1935-1936 to study

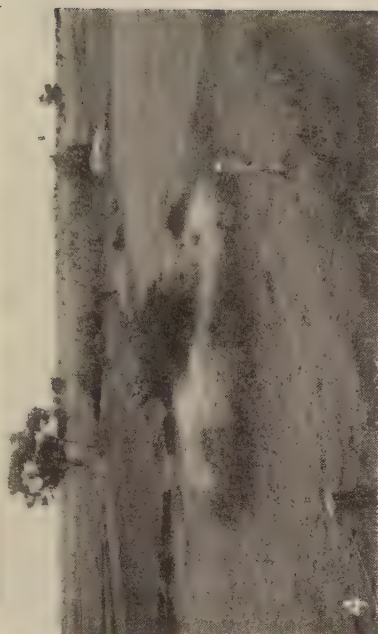
its peculiar flora and forest conditions. They became intrigued by the occurrence of the numerous termite mounds and asked the author about their origin and inhabitation. In order better to be able to answer such questions, the writer took an opportunity to pay a short visit to Plosokerep for some superficial investigations (5-6 January 1936). The following is taken from an unpublished report drawn up at the time and from original field notes (1).

To examine what kinds of termite colonies occupied the mounds, the outer crust was opened on different sides with a ,patjul' (kind of hoe) and a crow-bar to a point where fresh inhabited holes and ,fungus gardens' were to be seen. Particular attention was paid to the presence of *Macrotermes gilvus*, the common mound-building species of Java, and of *Odontotermes* spp., about whose capacity for mound-building the author was still doubtful. Little attention was paid to the ubiquitous *Microtermes insperatus*, as this species could not be looked upon as a mound builder although it might contribute to or cause soil accumulations near tree bases and the like. The identity of these three fungus growing species could be determined at a glance from the type of their combs. Details about the size and shape of the mounds and the plant growth on them were briefly noted.

Fifteen mounds were investigated at different points of the forest and fire-savannah. Six of them were inhabited by colonies of *Macrotermes* and *Odontotermes* living side by side at close quarters, the cells containing the combs sometimes nearly touching one another. In one mound, besides a strong *Odontotermes* colony only traces of the presence of *Macrotermes* were seen but no specimens of the latter species could be detected. Seven mounds were inhabited by a *Macrotermes* colony only, and one by a single *Odontotermes* colony. Several mounds housed *Microtermes* in addition to one or both of the species mentioned, and one of the largest mounds was found to harbour four species, the fourth being a *Capritermes*. (An *Nasutitermes* species was also represented in the area.)

The mounds inhabited by both *Macrotermes* and *Odontotermes* were broad ones with a diameter at the base up to 5 m. and a rough surface overgrown with trees and shrubs. Often the holes with *Odontotermes* combs occupied a large outer part of the base or its whole circumference, while *Macrotermes* lived in the centre and sometimes also in the top of the hill. In one mound inhabited by *Odontotermes* only, the chambers for the fungus combs were empty and the surface soil was strikingly loose

(1) A first reference to the characteristic landscape near Djatibarang was made by the author in a paper read before the 7th. Ned. Ind. Natuurwetenschappelijk Congres, held in Batavia. (see Hand., p. 433, 1936). — A full description of the terrain in which some of the information provided by the author and a few of his photographs were used, was published by van STEENIS in the periodical *De Tropische Natuur*, Jubileumnummer December 1936, Batavia, p. 111-123, in a paper entitled *Landschap en Flora in Indramajoe*. — In addition, the observations made in Plosokerep were mentioned in the author's paper on (translation) : *Influence of the local macroscopic fauna, in particular of termites, on soil-fertility* (*Landbouw*, 17, 402, 1941), in which also a few of the photographs were published.



PL. I. — 1, characteristic landscape of rice-fields dotted with old termite mounds (photo taken from running train; dry season; two buffaloes in foreground); 2, termite mounds with bush growth in rice-fields (dry at the time) near forest border; 3, termite hill in corner of rice-field just prepared for new planting (note the sides of the mound recently dug off, showing exposed chambers of termite nest); 4, death of grass growth on top of termite mound in temporarily dry field.





in structure. Three of the seven „*Macrotermes* only” mounds were small and recently built, conical in shape, up to 1.25 in height. Young *Macrotermes* mounds like these were mostly found at the base of trees, or enclosing an old stump, but some were also seen to have been built without any support in the midst of the „siil’ vegetation.

Next, fourteen mounds were examined situated in rice-fields bordering the forest. (Fig. 2.) Nearly all of them had been left intact by the cultivators. They were still crowned with more or less high remnants of the forest and did not differ in shape or size from those in the woods and the grass-covered wilderness. Here four mounds, all close to the border line were occupied by both *Macrotermes* and *Odontotermes* in the same manner as described above. Two mounds were inhabited by an *Odontotermes* colony only; in the first, at a distance of 15 m. from the forest, the species was met with on all sides opened, and in the other one, situated near the border, somewhat flattened in shape and with much loose soil, the colony occupied three sides and the top. Seven other mounds all of them at some distance from the forest border, were exclusively occupied by *Macrotermes* colonies; some had a rather broad base (3-4 m. in diameter), one had been dug off to some extent by the cultivators. One hill, rather flat and broad with a plot of trees covering one side, was found to be empty.

Half-way between the forest boundary and Plosokerep seven mounds could be examined in rice-fields which to all appearances had been cultivated for a longer time than those just mentioned. The mounds still had the same general appearance as the former ones, most of them bearing small groups of trees and shrubs. In two of them *Macrotermes* as well as *Odontotermes* were found, the first was situated on a tree covered „island’, the other was broad and flat, its base 3 to 4 m. in diameter without any shrubs on it, and this one contained a particularly strong *Odontotermes* colony while *Macrotermes* only occupied a corner of the hill. The five other mounds were inhabited exclusively by *Macrotermes* and these were more or less conical, or had a newly built clay dome, one had been heaped up with soil by the people cultivating the field.

Finally nine mounds were inspected near Plosokerep, all situated outside the ricefields on somewhat elevated parts of the terrain and thinly covered with short grass, representing a part of the area which must have been converted into arable land long ago. Most of these mounds were broad and flat with little shrub-growth or just a few trees on them. Five were inhabited by *Macrotermes* colonies, not particularly thriving ones. In one mound a dwindling *M.* colony was found, the royal cell was empty, some of the holes housed a colony of small predatory ants. In three mounds no termite colonies could be detected, except one of *Microtermes*; in one of these the top of the mound had collapsed.

The hills in the rice-fields near the railway station of Plosokerep—the oldest cultivated part of the area examined—could not be investigated properly as these fields had just been planted and flooded. Some of

these mounds differed somewhat in shape from those described so far, having a nearly horizontal surface and abruptly cut sides. Evidently this was the result of the operations of cultivators who had cut away the gradually sloping contours putting the soil on the upper part of the hills. The presence of holes, exposed in the newly cut sides and clearly originating from chambers of fungus combs, indicated that these hills were still inhabited by termites colonies (*Macrotermes* most probably) or had been so till recently. (Fig. 3.)

One might ask why the termite hills had not been removed altogether by the cultivators when preparing the land for rice crops. However, this would have put the whole area on a level too high for irrigation purposes. Besides it would have implied a lot of laborious work which would not have been justified for a rather poor soil giving only low yields. And finally there was no scarcity of arable land at the time.

### DISCUSSION

As a result of these investigations the conclusion could be drawn that *Macrotermes* had to be looked upon as the primary moundbuilder in this part of the country, as it had been found to be in other parts of Java, but that *Odontotermes* had a tendency to invade or make use of the mounds adding to their bulk and giving them a broader shape. Most of the mounds were obviously to be considered very old ones, having been inhabited by various colonies in succession and having been overgrown long since by the forest vegetation; even the largest trees on them must have started as seedlings on their surface.

The definitely marked tendency of *Odontotermes*—and of *Macrotermes* as well—to build a large part of their nest above ground level, thereby creating the numerous mounds, could be explained as the results of the peculiar soil conditions in the area, in particular the high water level in the rainy season.

Further it had become evident that *Macrotermes* had adapted itself best to the gradual change from forest and savannah to cultivated land. The explanation was to be found in the fact that this species can evidently live without a supply of woody material, as it had been found already elsewhere in the midst of extensive grass fields. *Odontotermes* had never been met with under such conditions and in the present investigation this species was found only in hills supporting shrub-growth (except in one case, where the nearest trees were at 4 m. distance from a bare hill inhabited by the species).

A striking feature of the hills on the elevated parts near Plosokerep, not yet mentioned so far, was the dry and shriveled condition of the low grass thinly spread over the hill itself (Fig. 4) and in a circle around its base. On one of the hills the dry grass could easily be plucked in small bunches from the surface as if the roots had been severed. Moreover,



a few bits of grass stalks could be recognised among the bitten-off plant particles accumulated in the deep parts of the *Macrotermes* nests, but this was the only meagre evidence of living parts of the grass having been eaten by the termite. On the other hand, the shriveled appearance of the grass growth was also to be seen in all other raised places of the terrain, for instance on the dikes around the dry rice-fields. Therefore the conclusion was drawn that the dying off of the grass was due to the abnormally severe and prolonged drought of the preceding dry season.

There were a few signs which might point to a recent recovery of the termite colonies from the drought and their adjustment to the onset of the west monsoon rains. In some the combs were rather small, still in a stage of construction, with a remarkably copious, felt-like growth of hyphae on them and with budding mushrooms.

Some mounds had large domes of recently excavated clay on them, indicating that the *Macrotermes* colony had just expanded or rebuilt the central cavity and other chambers.

---



## A NOTE ON THE NEST BUILDING HABITS OF *ODONTOTERMES* spp. IN JAVA

by Dr Louis G. E. KALSHOVEN

*Blaricum, Netherlands.*

### I. DO JAVANESE *ODONTOTERMES* SPECIES OCCASIONALLY BUILD MOUNDS?

„It is characteristic of all *Odontotermes* species of Java, as well as Celebes, that they do not build mounds”. („Die *Odontotermes*-Arten Java's, sowie Celebes', zeichnen sich alle dadurch aus, dass sie keine Hügel bilden".) Thus KEMNER begins the section on *Odontotermes* in the biological part of his extensive monograph on the termites of these islands (issued 1934). This pronouncement, however, appears to be too sweeping in the light of observations of a later date by the author.

The earliest indication of a possible mound building capacity of the local *Odontotermes* was encountered in January 1934 when two fresh „mole hills" were noticed in a teak forest between the sleepers of a narrow-gauge track (for man-handled timber transport) in a valley near the field laboratory for forest entomology at Gedangan, on the railway line Semarang-Surakarta in Central Java. The hills were at a few meters distance from one another, built of black clay. The surface had a spongy, very sticky texture, which had apparently been somewhat flattened and smoothed down by a heavy downpour in the preceding day. The termites, an *Odontotermes* sp., were busy enlarging one of the hills at 8 o'clock in the morning and they were still at work at 11 o'clock when a photograph could be taken. This hill had a diameter of 22 cm. „Mole hills" like these have often been described as the initial stage of a termite mound. In Java they were particularly observed with *Macrotermes gilvus* on a little drained grassy plain.

A second indication came to hand when some well developed termite mounds were opened in the same locality. Moderately large mounds (small in comparison with the big mounds of S. Sumatra, Borneo and New Guinea), up to 1 1/2 m. in height, were rather common in some parts of these teak forests. A number of them examined on previous occasions had all been found inhabited by *Macrotermes gilvus* only, the common mound building species of Java. At the time mentioned, however, two mounds were opened which were found to contain an *Odontotermes* colony only. The species was identified afterwards as *O. javanicus* Holmgr.



One of the mounds was found between the roots of an large overturned stump, the hill being only 0.60 m. in height. Part of the centre of the mound in some ways suggested the central cavity of a *Macrotermes* nest, but no traces of a *M.* colony were detected. The fungus gardens varied in size, they had the characteristic shape as described and pictured by KEMNER, being of a laminate structure („blätterige Struktur"). The parental cell was only found after the whole stump had been removed; it was situated at a somewhat lower level than the fungus combs. Between the *O.* combs several fungus gardens were found of *Microtermes insperatus* Kemn.—the very common Javanese representative of the genus—and no fewer than six ♀ reproductives („queens") of this species were unearthed in their cells.—The second hill was found nearby in an old teak stand. It had an unusual shape for the locality, rather steep and pointed, while a small sapling tree with partially bared roots grew on the top which consisted of loose clay. No central chamber was found here.—Both cases left some doubt as to the existence of a genuine, independent moundbuilding capacity of the indigenous *Odontotermes*.

More facts came to light during the investigation of termite mounds in the ‚fire-savannah' and adjacent cultivated land in the plain of Indramyu near Plosokerep in January 1936, which investigations have been reported upon in a previous paper (1). Out of 28 mounds inspected three old ones, wholly overgrown and without any recent additions such as turrets—or clay lumps—were inhabited by *Odontotermes* only; 11 by *Odontotermes* side by side with *Macrotermes*, and 14 by *Macrotermes* only (the latter partly recently built mounds). The conclusion arrived at from this investigation was that in this peculiar terrain (arid in the dry season, swampy during the rains) *Odontotermes* showed an unusual tendency to form the central part of its nest above the ground level, and in doing so to invade long-established *Macrotermes* mounds, thereby adding to their bulk.

However, not long afterwards in July 1936, an original, though low, mound of *Odontotermes* was found in the jungle-covered peninsula of Pengandaran on the south coast of Java near Bandjar (one of the few haunts of the wild *Bos sondaicus* at that time). It was roughly oval in shape, 3.5 m. long, 2 m. broad and 0.5 m. in height. A big surface root of a *Ficus* („panggang") extended over its crest. The soil consisted of soft clay which could quite well be worked with the ‚patjul' (kind of hoe). Numerous big fungus combs were found throughout the interior of the hill to a depth of 40 cm. below the outer surface. No fewer than 65 were counted, many rounded in shape and sponge-like, some ring-shaped and a few rather elongated. One of the latter, which had apparently been formed by the fusion of two originally separate combs, was as long as 45 cm. with a width of 15 cm. (Pl. I, fig. 3, 4.) At one of the narrow ends of the hill two parent cells were laid bare, a short way from

(1) *Insectes sociaux*, n° 4, 1954.

one another, both inhabited by a ♂♀ pair. The positions of these cells were indicated by the presence of large egg masses accumulated on a few combs; some clusters were lying in the centre of nearly disintegrated combs. Not a single trace of *Macrotermes* nor *Microtermes* was found in this hill though both were met with elsewhere on the small peninsula. The *Odontotermes* species was identified this time as *O. sundaicus* Kemn.

## 2. DETAILS OF SUBTERRANEAN NESTS OF *ODONTOTERMES* IN JAVA

KEMNER has published particulars of eight nests, belonging to 5 species (each one of which he considers a definitely distinct species, though some closely allied, like *javanicus* and *grandiceps*) all found in the town of Bogor, West Java or its environments. The present author has tabulated

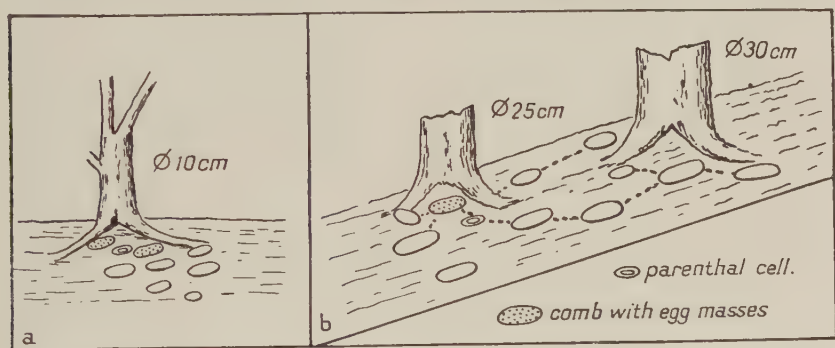


Fig. 1. — Rough sketches of subterranean nests of *Odontotermes javanicus* under basis of teak tree (a) and teak stumps (b).

the main data from these descriptions in order to provide a convenient method of comparison with the additional data in this paper. The author has made no observations of his own on subterranean nests of *Odontotermes*, but he has at his disposal a short description in the Indonesian language of four nests of *O. javanicus* found in teak forest near the field laboratory at Gedangan in June 1941. These notes, accompanied by rough sketches of which two are reproduced here, were made by the forest ranger Mr. WAR-NODIHARDJO when he excavated the nests as part of field work under the direction of Ir. P. A. BLIJNDORP, at that time a staff member of the Institute for Plant Protection, Bogor. The nests were detected by looking for slightly elevated patches ('pungkrak' in Javanese) at the foot of trunks or stumps and then probing these places by slapping the ground forcefully with the palm of the hand. When a hollow, resounding effect was produced, it was quite likely that a termite nest was present. By digging into the soil the combs were uncovered at 5 to 10 cm. only below the surface. The nests extended right under flat spreading roots. Two

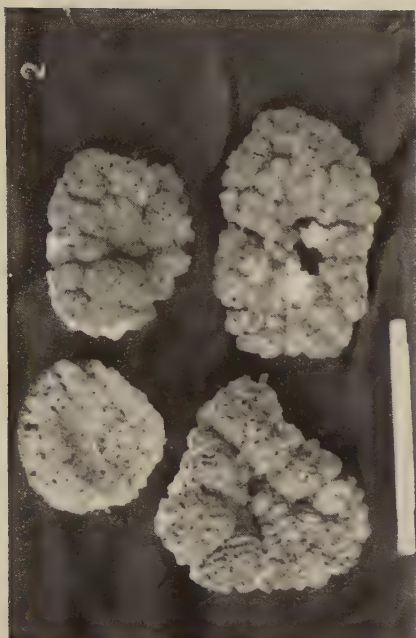
were found under stumps of 'pelo' trees (*Butea frondosa*) with a diameter of 20 and 30 cm. of the bole, one under two teak stumps, 25 and 30 cm. in diameter, and one under a small living teak tree, grown from a rootsucker ('trubusan'), 10 cm thick (text fig. 1). The distance between the combs varied from 5-30 cm. In all four nests the queen cell was situated in the immediate neighbourhood of one or two combs covered with egg masses. The ♀ and ♂ were present in each case.

### 3. NESTS OF JAVANESE *ODONTOTERMES* COMPARED WITH FOREIGN ONES

Reviewing the properties of the Javanese *Odontotermes* nests we may say that they have very few special features; no large central room, for instance, like that of the East Asian *hainanensis* (figured by BATHELIER), the Indian *obesus* and *bangalorensis* (mentioned by BEESON) and the Ethiopian *badius* and *sudanensis* (figured by COATON); and none of the peculiar open 'chimneys' as those in the nests of the Ceylonese *obscuriceps* and *redemanni* (well known from the studies of ESCHERICH), and the Ethiopian *latericius*, *sudanensis* (cf. COATON), *nolaensis* and *magdalenae* (described in detail by GRASSÉ and NOIROT); and finally no vertical shafts closed at the top, as found in the case of *hainanensis* and the Indian *obesus* (the shafts of the former figured by BATHELIER and of the latter mentioned by BEESON). In a description of the nests of *O. feae*, BEESON mentions 'irregular, oblong vertical chambers with thick rough walls formed of pellets of excavated earth.'—The willingness of the Javanese *Odontotermes* to share a limited space with other termites is found in several other species of the genus.—Their mound-forming capacity, slightly developed as it is, is moreover facultative.

In this connection it may be observed that facultative mound building is also met with in other species. *O. obscuriceps* constructs fair sized mounds in Ceylon, but in South Annam it was found in a low hill only by BATHELIER ('La couche contenant des meules faisait légèrement saillie en dehors et constituait un dôme bas') and wholly subterranean near Saigon. In *O. horni* small cones ('Spitzhüte') were found once in Ceylon by ESCHERICH; in South Annam it is subterranean, according to BATHELIER, and in Cambodja epigeic ('Dômes plus ou moins réguliers d'environ 1 mètre de haut et 1<sup>m</sup>,20 de diamètre à la base'). Mounds of *Macrotermes gilvus* are rare in the neighbourhood of Bogor, where the species is quite common, living underground for the rest, but the hills are numerous in other areas of Java. Of course the age of a colony has something to do with the development of the epigeic portion of a nest. Furthermore waterlogging, a high level of subsoil water, little disturbance by people cultivating the soil, and the presence of some protective layer above the soil (a hollow trunk base, a stump bared by erosion, a man-made floor, etc.)





PL. I. — 1, the whole yield of fungus combs from the *Odontotermes sundaicus* hill at Pengadaran, S. Java; 2, combs viewed from below and from above, and a ring shaped comb; 3, the largest comb—45 cm long—in situ; 4, the same after removal from the mound. (The measuring rod, one metre long, folded in four, indicates the size.)



TABLE I. — Details on *Odontotermes* nests at Bogor, West Java, taken from the notes of KEMNER, 1934.

SPECIES.	nr	POSITION OF NEST.	SIZE.	DEPTH below soil surface.	SHAPE OF FUNGUS combs.	LARGEST dimensions of combs in cm.	nr OF combs.	PARENTAL cell found?
<i>Bogoriensis</i> Kemn. 1932 (largest species in Java).			3-4 m <sup>2</sup>	50 cm.	Mostly small, 6-12 cm. in diam., up to 6 cm. in height, broadly lami- nate, cylindrical, sur- face rounded.	12 × 12 × 6	> 30	×
<i>Grandiceps</i> Holmgr. 1913 (large species, common all over Java).	a b	Border of brook near rice-field.	> 2 m <sup>2</sup>	50 cm.	Large, rounded, domed (once ring-shaped), la- minate with small erect tips on surface.	30 (long) 36 × 16 × 6	30	
<i>Javanicus</i> Holmgr. 1913.	a b	Squeezed in bank (Erd- walle) of 65 cm. width, 50 cm. height. Banana plantation.			Smaller than those of <i>grandiceps</i> , without pointed tips, size of fist.	30 × 30 (? abnormal)		
<i>Korugi</i> Kemn. 1934 (known from a single nest).		Under bamboo hedge.			Very flat, laminate.	22 × 13 × 3		
<i>Sundaicus</i> Kemn. 1934 (small species, fre- quent in West Java).	a b	Plantation. Grass field.	2 m <sup>2</sup> 4.5 m <sup>2</sup>	40-50 cm. 10-20 cm.	Similar to those of <i>grandiceps</i> but mostly without tips.		> 12 10	×



are all factors which lead to an early extension of the nest above the surface of the soil.

On the whole the nest building habits of the javanese *Odontotermes* appear to differ little from those of *Microtermes*, though the former nests may be somewhat more centralized as the part containing the fungus gardens is fairly compact, the distance between the chambers being relatively small.

In accordance with the observations of KEMNER, GRASSÉ has placed *Odontotermes sundaicus* under the first of the three types of *Odontotermes* nests distinguished by him, viz. „A. entièrement souterrains, sans exoécie” (the other two being characterized as: „B. à peu près entièrement souterrain, mais avec exoécie”, and „C. épigé avec exoécie”). In view of the additional data mentioned in the present paper the type of nests of the javanese species still appears to fit in best with group A., which should be given, however, a somewhat broader definition, for instance: „wholly subterranean or slightly epigeic, without exoécie.”

#### REFERENCES

(in chronological order).

1911. ESCHERICH (K.). — Termitenleben auf Ceylon.  
 1927. BATHÉLIER (J.). — Contribution à l'étude systématique et biologique des Termites de l'Indochine.  
 1934. KEMNER (N. A.). — Systematische und biologische Studien über die Termiten Javas und Celebes' (*K. Svenska Vetensk. Handl.*, 3, Bd. 13, 4).  
 1941. BEESON (C. F. C.). — The ecology and control of the forest insects of India and neighbouring countries.  
 1949. COATON (W. G. H.). — Infestation of buildings in South Africa by sub-terranean wood-destroying Termites (*Un. S. A., Dep. Agric., Bull.* 299).  
 1950. GRASSÉ (P.-P.), NOIROT (C.). — Documents sur la biologie de l'*Odontotermes magdalenæ* n. sp. (*Ann. Sc. Nat., Zool.*, 11<sup>e</sup> sér., 12, 117).  
 1951. GRASSÉ (P.-P.), NOIROT (C.). — Nouvelles recherches sur la biologie de divers Termites champignonnistes (*Macrotermitinæ*) (*Ann. Sc. Nat., Zool.*, 11<sup>e</sup> sér., 13, 291).
-

# OCURRENCE OF AN AGGRESSIVE BEHAVIOUR IN QUEENLESS HIVES, WITH CONSIDERATIONS ON THE SOCIAL ORGANIZATION OF HONEYBEE (1)

Sh. F. SAKAGAMI (2)

*Zoological Institute, Hokkaido University.*

Recently PARDI ('42-50) recorded the occurrence of a dominance-subordination hierarchy based upon interindividual competition in the nest of the paper-wasp, *Polistes gallicus* L. He pointed out its phenomenal resemblance to the peck-order found widely among vertebrates and its significance for the social integration on *Polistes* nest. But it has been repeatedly mentioned by himself ('46 & '50) and EMERSON ('49) that this hierarchy might be a characteristic of primitive insect societies and would be probably replaced by a more cooperative principle rather than competitive one in much more differentiated societies. As typical representative of such differentiated societies, the honeybee colony shows, at least under the normal situation, surely no competitive mechanisms among the members of the same colony except drone slaughter. The writer found, however, working on the relationship between laying worker and division of labour, the occurrence of a remarkable aggressive behaviour among the worker bees in queenless nuclei. In the present paper, some results of the observations are, in connection with the social organization of bee hive, preliminarily described.

## ON THE LAYING-WORKERS IN QUEENLESS NUCLEI

It is a well-known fact that the worker bees deprived of their queen and broods develop their normally rudimentary ovaries and finally commence the oviposition. This phenomenon recently invited the interest of numerous biologists and various studies upon its process and mechanism were published (ALTMANN '50, '52, CHAUVIN '50, HESS '42, PAIN '51, 51 a, PAIN & VERGÉ '50). Concerning the mechanism of laying workers, it

(1) Contribution No. 307 from the Zoological Institute, Faculty of Science, Hokkaido University, Sapporo, Japan.

(2) The writer is much indebted to Prof. Tohru UCHIDA, under whose direction the present work was carried out.

has been suggested by these studies that the absence of queen might have influence on the workers not directly through a sensory-stimulative process, but rather indirectly through a change of hormonal or nutritional conditions. The clear resolution of the problem lies, however, yet at a distance from our present knowledges.

As seen in Fig. 1, the ovaries of workers are normally rudimentary (A),

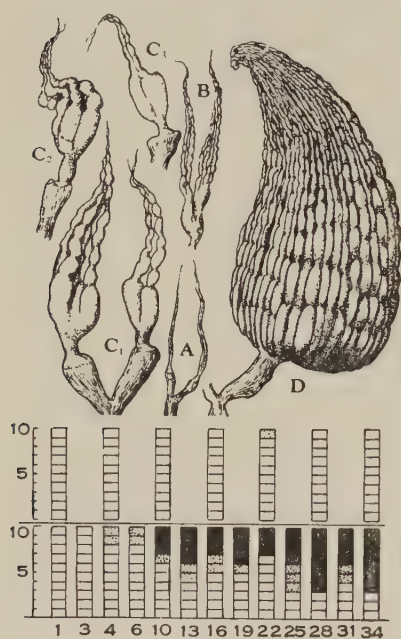


Fig. 1.

FIG. 1. — Development of ovary in queenless nucleus.

A-C : Developmental process of worker ovary ; D : Ovary of queen. (In  $C_{2-3}$  et D only one ovary is illustrated,  $C_{1-3}$  were slightly more magnified than others.)

Histogram—Upper : Control colony, Lower : Queenless nucleus, Abscissa : Day-age of examined bees (day age shows in the queenless nucleus simultaneously the number of day since queenlessness). Ordinate : number of examined bees. Developm. state of ovary was shown by white (A), dotted (B) or black (C) quadrate.

ter found also a considerable variability of the ratio of individuals with developed ovaries among several sampling series. This examination was applied to the native bee of Japan, *Apis indica japonica* Rad. In accordance with TOKUDA ('24), it has been confirmed that the ovary of the workers of this race can developed even in the presence of the queen.

but after the elimination of queen and broods they begin to develop (B) until the formation of fully matured eggs ( $C_{1-3}$ ). An example of this process was taken from the writer's observations and is illustrated as two histograms in the lower half of Fig. 1. On VI 17. '53, a queen—and broodless 2—combs nucleus was built up from relatively young workers of a mixed Italian colony. About 300 bees emerged on the same day were marked with coloured paint and introduced into the nucleus. Thereafter, 10 bees were taken every 4 days and the development of ovaries was examined under the binocular microscope. The same procedure was applied also to the normal mother colony and since V 23. '53, 10 bees were examined as the control every 8 days. As shown in Fig. 1 upper histogram, only one worker showed the slightly developed ovary in the control colony. On the other hand, the commence of ovary development was observed in the queenless nucleus already on 4. day-age (d.a.), the fully developed ovary on 10. d.a. and thereafter always in more than half of examined bees well-developed ovaries were confirmed.

The irregularity of ovary development has been, however, repeatedly mentioned by investigators. The wri-



## OCCURRENCE OF AN AGGRESSIVE BEHAVIOUR IN QUEENLESS NUCLEI

In order to analyse the relationship between laying worker and division of labour, about 200 workers immediately after the emergence were collected from a mixed Italian colony, individually marked and introduced into an observation hive. The life history of this small queen—and broodless nucleus was daily observed since V 14. to VI 3. '51 with the same manner employed in the writer's previous study (SAKAGAMI '53 a).

The oviposition took place since 15. d. a. and almost synchronously a peculiar aggressive behaviour developed among the workers (Tab. 1). The pattern of this behaviour resembles, shortly said, strikingly to the attitude of guard bees towards the submissive intruders described by BUTLER & FREE ('52). Namely, the aggressor examines with her antennae the body, esp. the abdomen of the aggressee, then often bestriding, mauls with the mouth-parts and fore-legs the latter. The being mauled bee

DAY-AGE.	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
Foraging.	3	2	0	0	45	9	—	15	2	10	5	19	2	—	4
Oviposition.						6	—	3	4	16	13	25	9	—	4
Aggression.			1	2	0	4	—	89	120	131	84	71	121	—	17
Duration of observation (minute).	187	105	96	212	277	264	0	93	116	238	75	83	70	0	30

Tab. 1.—Performance of nectar-foraging, oviposition and aggressive behavior in a same-aged queenless nucleus (1951).

„offers little or no resistance” and often „contracts the basal (abdominal) segments inwards and cause the tip of her abdomen to turn downwards”. If the attacked bee shows no more excitation, the aggression ceases without becoming more ferocious. But, when the aggressee attempts occasionally to escape from the aggressor, the behaviour of the latter becomes much more severe, seizes the legs or wings of the former and sometimes exposes her sting. Frequently, the aggressee offers „a drop of fluid between her open mandibles to the aggressor. This offer of food was usually ignored” by the aggressor, and among numerous observations, only in one occasion the aggressor required the food and in 3 occasions the food acceptance by the aggressor was confirmed. The stopping of tongue by the attacked bee, considered by BUTLER & FREE as the displacement activity of THORPE, was also repeatedly observed. This aggressive behaviour differs distinctly from the reciprocal cleaning of BEECKEN ('34). In the

latter case, the performance of the cleaning act is mainly concentrated in the wing-bases and with a less degree in the thorax or the anterior half

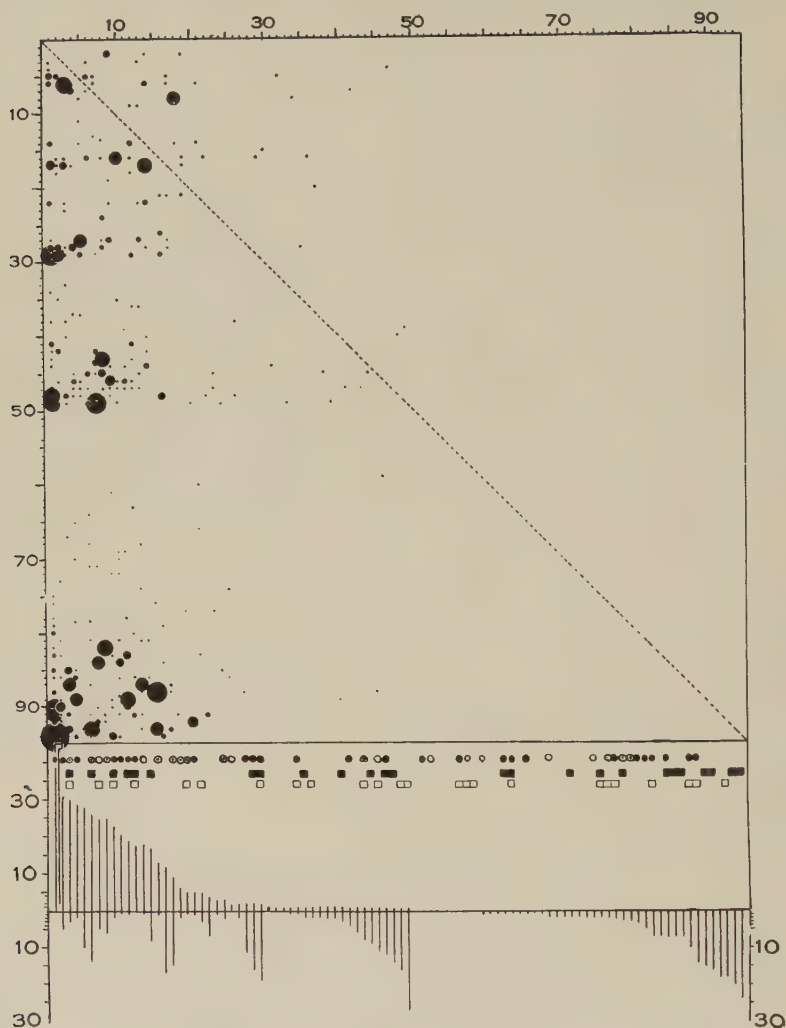


Fig. 2.

FIG. 2. — Correlation-chart of the aggression (upper) and the frequency of mauling and being mauled numbers in selected individuals (below).

In the correlation-chart, the indiv. mark is replaced by the numerical order, the size of circle shows the frequency of aggression in each combination of two individuals.

In the lower half, the mauling and being mauled numbers were represented by the histogram. Ordinate: mauling and being mauled numbers (respectively, upper and below the horizontal axis). Quadrate: individuals in which oviposition (black) and foraging (white) were recorded. Circle: Individuals in which the ovaries were examined (white—A, double—B, black—C in fig. 1).

of the dorsal surface of abdomen, but never in the posterior half of the dorsal surface or the lateral sides of the abdomen. Moreover, this cleaning act is always released by a characteristic shaking movement of the cleaned

bee and never transposes to the aggressive behaviour of the cleaner.

It had been already noticed on observations that the interindividual relationship of aggression was not entirely at random. Therefore, 94 indivi-

Numb. of mauling being mauled	0	1-2	3-5	6-20	21-	TOTAL.
0	9	4	0	1	2	16
1-2	19	8	4	3	2	36
3-5	4	2	2	0	3	11
6-20	12	10	1	3	3	29
21-	1	1	0	0	0	2
Total . . . .	45	25	7	7	10	94

Tab. 2.—Correlation between mauling and being mauled numbers of each individual in a queenless nucleus (1951).

duals, whose survival had been confirmed till 22. d. a., were selected, their mauling and being mauled numbers during 17-22. d. a. were counted and all these individuals were arranged in the descending order of mauling number, or if the mauling number was identical, in the ascending order of being mauled number (Fig. 2, lower histogram). Then, by using this arrangement, a correlation-chart of the interindividual aggression was made and illustrated in Fig. 2 upper. It would be clearly seen that the frequencies of mauling and being mauled numbers vary considerably from individual to individual. Some bees perform the aggression with a very high frequency, others are mauled by many nest-mates with a high degree, whereas in some others neither mauling nor being mauled are observed. No distinct correlation seems to exist between the frequencies of the mauling and being mauled number (Tab. 2).

Moreover, it is distinct that no definite dominance-subordination hierarchy had been established in this nucleus, judging from the distribution pattern of circles representing the aggression number in both the upper and lower zones of the diagonal line in the correlation-chart.

### RELATIONSHIPS AMONG AGGRESSIVENESS, FORAGING, OVIPOSITION AND DEVELOPMENT OF OVARY

In Fig. 2 are given the individuals marked with quadrate or circle, in which the oviposition or foraging were observed, or their ovaries were examined at 24. d. a. To clarify the relationships between the aggressiveness and these 3 items more exactly, all the individuals just referred were divided into several groups (groups a & b by the mauling number and I, II, III by the being mauled number) and in corresponding to these groups, the records on the above mentioned 3 items were summarized in Tab. 3.



Group	I ( $n = 3$ ).			II ( $3 > n > 0$ ).			III ( $n = 0$ ).		
	$a$ ( $m > 0$ )	$b$ ( $m = 0$ )	total.	$a$ ( $m > 0$ )	$b$ ( $m = 0$ )	total.	$a$ ( $m > 0$ )	$b$ ( $m = 0$ )	total.
Foraging observed.	9	4	13	4	4	8	1	2	3
Not observed.	15	13	28	14	15	29	6	7	13
Oviposition obs.	6	8	14	4	4	8	1	1	2
Not obs.	18	9	27	14	15	29	6	8	14
Total.	24	7	41	18	19	37	7	9	16
Developm. of ovary (1).									
A	2	0	2	1	2	3	1	2	3
B	6	2	8	2	0	2	0	0	0
C	5	5	10	5	5	10	3	2	5
Total.	13	7	20	8	7	15	4	4	8
1) Cf. Fig. 1.									

Tab. 3.—Performance of foraging, oviposition and development of ovaries in each group ordered with mauling ( $n$ ) and being mauled ( $m$ ) numbers in a same-aged queenless nucleus.

	FORAGING			OVIPOSITION			OVARY DEVELOPM.		
	observ.	not	total.	observ.	not	total.	B + C	A	total.
Mauling:									
Group $a$ .	14	35	49	11	38	49	21	4	25
Group $b$ .	10	35	45	13	32	45	14	4	18
Total.	24	70	94	24	70	94	35	8	43
Significance.	$\chi^2 = 0.49$ . Pr. $> 0.05$			$\chi^2 = 0.51$ . Pr. $> 0.05$			$\chi^2 = 0.014$ . Pr. $> 0.05$		
Being mauled:									
Group I + II.	21	57	78	22	56	78	30	5	35
Group III.	33	13	16	2	14	16	5	3	8
Total.	24	70	94	24	70	94	35	8	43
Significance.	$\chi^2 = 0.18$ . Pr. $> 0.05$			$\chi^2 = 0.99$ . Pr. $> 0.05$			$\chi^2 = 1.04$ . Pr. $> 0.05$		

Tab. 4. — Statistical significance of difference on the relationships among aggressive behaviour, oviposition, foraging and ovary development.

In order to increase the number of individuals for the statistical test, the groups I and II in the being mauled individuals were combined and the  $\chi^2$ -test was executed to examine the significant difference between each group of 2 series, mauling or not and being mauled or not, with respect to those 3 items.

The data in Tab. 4 show, in the limit of the present sample size, the absence of significant difference between each group concerning 3 items mentioned above. But, as the  $\chi^2$ -values in ovary development seemed to indicate a possibility of the significant difference between mauling and being mauled individuals, this relationship was analysed in another way.

In 1952 summer, a small queenless nucleus of mixed Italian strain was introduced into an observation hive. The mauling and being mauled bees were occasionally caught in their very act of aggressiveness and their ovaries were examined. In 1953, the same procedure was employed also for a queenless nucleus of *Apis indica japonica*. The results of these two examinations show the significant difference between mauling and being mauled individuals with respect to the development of ovary (Tab. 5).

	DEVELOPM. STATE of ovary				STATISTICAL SIGNIFICANCE (B et C combined)	
	A	B	C	total.	Diff. betw. mauling & mauled.	Diff. from hypothetic ratio of A : B C 1 : 1.
Mellifera mauling.	17	10	10	37	$\chi^2 = 9.8$ Pr. < 0.01	$\chi^2 = 0.24$ Pr. > 0.05
Being mauled.	2	1	25	28		= 18.8 Pr. < 0.01
Total.	19	11	35	65		
I. japonica mauling.	6	4	6	16	$\chi^2 = 5.45$ 0.05 > Pr. > 0.01	$\chi^2 = 1.0$ Pr. > 0.05
Being mauled.	0	1	16	17		= 15.0 Pr. < 0.01
Total.	6	5	22	33		

Tab. 5.—Statistical significance between aggressive behaviour and ovary development in queenless nuclei of *Apis mellifera* (in 1952) and *Apis indica japonica*.

The ovaries of mauling bees show a wide range of development. On the other hand, most of being mauled bees possesses more or less developed ovaries. On the discrepancy between these results and that obtained in 1951, the difference in the sampling methods seems to play no important role, because the data in 1951, even arranged as a  $2 \times 2$  table of (mauling: being mauled)  $\times$  (ovary developed: not) as those in 1952-3, still show no

significant difference between mauling and being mauled individuals. Although a conclusive explanation cannot be given at present, the writer is much inclined to the opinion that this discrepancy is due to probably the difference of the time at which the examination of ovaries was executed. In the case of 1951, the examination might be taken so late after the full development of ovary in the majority of the individuals that no significant difference might be obtained from the test based upon only the criterium of *developed or not*.

At all events, it may be doubtless that the occurrence of the aggressive behaviour is correlated to the development of ovary. It cannot be concluded at present, whether this development goes in parallel with the formation or acceleration of aggressiveness as in *Polistes*, or it evokes physiological changes releasing the aggressiveness of other nest-mates towards the concerned individual. But from the above data, it may be surmised that the latter assumption as a more probable one. The following observations may also indicate its validity: The aggression towards the ovipositing bees or bees soon after the oviposition was 8 times observed in the nucleus in 1951, but no bees attacked other nest members before or soon after the oviposition were observed.

#### CONSIDERATIONS ON THE CAUSE OF AGGRESSIVENESS IN NUCLEI AND THE INTERINDIVIDUAL RELATIONSHIP AMONG THE MEMBERS IN THE SAME HIVE

In connection with the above data, some preliminary considerations are given here on the interindividual relationship among nest members of a same hive.

As presented in the previous section, it seems to be doubtless that the occurrence of the aggressiveness correlates to the development of ovary. The writer assumes the occurrence of certain physiological changes, which go on, though not strictly but to some extent, in parallel with the ovary development and offer to other nest-mates a stimulus or a stimuli-aggregate releasing their aggressiveness towards the ovary-developed workers. Perhaps some changes in olfactory conditions, together with other changes in the movement, etc., may play an important rôle as an element of this aggressiveness-releasing stimulus. The differential intensity of this stimulus may affect differently the nest-mates and cause the gradient of the being mauled number expressed in the present study.

On the other hand, for the gradient of the mauling number, the effect of ovary development is seemingly not so important as suggested in the previous section. The writer wishes to assume at the present state, as the main cause of this gradient, the difference of aggressiveness particular to each individual as evidenced by LECOMTE ('51, '51 a). Therefore, for



the differentiation to the differential aggressiveness in queenless hives, the following three conditions seem to be necessary: 1. The differential development of certain physiological changes in the aggresses as a potential stimulus to release the aggression of the nest mates. 2. The differential ability to percept this stimulus and 3. the differential aggressiveness in the aggressors.

This assumption might be applicable for various aggressive phenomena other than that in the queenless hives. On the occurrence of the intra-colonial aggressiveness of the honeybee under the normal conditions, we possess little informations except the drone slaughter. This would be due to the fact that the first of the above-mentioned conditions lies in the normal hives below the threshold to satisfy the 2nd. and 3rd. conditions. As examples of intragroup aggression, we can cite the well-known elimination of diseased bees by the nest-mates, the aggression towards the individuals stimulated by certain insecticides (LEPPIK '51, SCHICK '53) and a few curious cases reported by the writer (SAKAGAMI '53). These cases might be effectively explained by the above assumption based upon the physiological changes as an aggression-releasing stimulus whether olfactory or not, and its perception and resulted attacking by the nest-mates. Moreover, this assumption can explain the behaviour among individuals belonging to different hives. The striking resemblance of the behaviour in the aggressor-aggressee relationship in the present study to that of the guard-intruder described by BUTLER & FREE suggests us the occurrence of a common behavioural pattern which can be released by the various causes.

There may be added a few words as to the relationship between queen and worker. As is familiar to the bee-keepers, the worker bees pay little attention to the virgin queen, but show a considerable interest in the mated queen, surrounding her and forming the so called royal court. Naturally, the attractive power of queen for the workers may be different in its nature from the stimulus releasing the aggression of workers. However, it seems to be probable that these two phenomena correlate at least indirectly. PARK '49 reported the formation of the false royal court in queenless hives. Namely, certain bees are treated by their nest-mates as if the true queen and surrounded by them. This remarkable behaviour was confirmed by the writer in a queenless nucleus in 1952. It was also proved that the position of *false-queens* was not altered at least during a week. A common mechanism underlying the attractiveness of queen and of laying worker is thus expected to occur. And in the case of the latter, the development of ovary seems to correlate with the formation of an aggression-releasing stimulus on one hand and that of the attractiveness on the otherhand. But the formation of the attendants' circle surrounding the mating queen begins soon after her return from the mating flight. LECOMTE '50 proved the ability of the virgin queen, though with a markedly less degree than the mated one, to serve as the stimulating source for the cluster formation of workers. Therefore we

cannot assert that this attractive power depends on the development of ovary directly, but only indirectly.

Finally, how behave the ovary-developed workers towards the mated queen? It is very difficult to answer, because the development of ovary is usually observed only under the queenless situation. But here the comparative study gives us an interest information. As shown already,

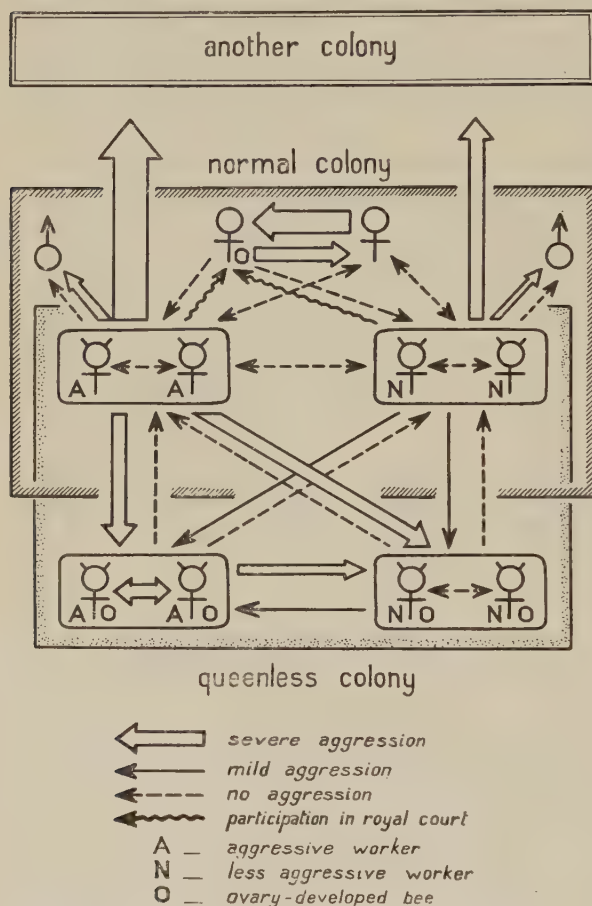


Fig. 3. — Diagram of the assumed interindividual relationships among the members in a bee hive.

the workers of *Apis indica japonica* can develop their ovaries relatively easily in the presence of the queen. In 1953, from an observation hive of this race with a queen but also with ovary-developed workers, the workers forming the royal court were occasionally caught and their ovaries were examined. Of 20 individuals in total, 12 were provided with fully developed ovaries, 5 with partially developed and only 3 with normal rudimentary ones. Therefore, at least in this race, behaviour of workers towards the queen receives no marked influence by the development of ovary. In *Apis mellifera* the difficulty to introduce the queen into the colonies possessing laying workers has been repeatedly recorded. The

cause of this phenomenon still cannot explain sufficiently. But if in some workers their ovaries have developed by chance in the hive with a mated queen, from the above observation on *Apis indica japonica*, it might be assumed that these ovary-developed workers behave towards the queen as like as the normal workers. Consequently, the relationships among various nest members in a hive might be expressed diagrammatically with Fig. 3. In the figure, the separation of two groups with respect to the aggressiveness and ovary development means neither existence of

actual sharp separation nor its constancy throughout the adult life, but represents only two extremes in a gradient. The ovary development in the figure can be replaced by other physiological changes like as diseased or chemically affected conditions, etc. Of course this figure is still merely hypothetical in its nature. But it can be served effectively as a basis for the further analysis of the interindividual relationships in the honeybee.

### COMPARISON OF THE SOCIAL ORGANIZATION IN *POLISTES* AND *APIS* WITH RESPECT TO THE DOMINANCE-SUBORDINATION HIERARCHY

Though the occurrence of an aggressive behaviour was described in the present study, it was also proved that this aggressiveness formed no dominance-subordination hierarchy as reported by PARDI in *Polistes*. No clear peck-order was observed and no distinct correlation between mauling and being mauled numbers has been confirmed. Differing from PARDI's *Polistes*, the aggressiveness correlates neither with the nutritional advantage of the aggressors, nor seemingly, with the division of labour among aggressors and aggressees. Considering the degree of caste differentiation in both the social insects here considered, paper-wasp and honeybee, the absence of a hierarchical organization in the latter seems to be reasonable.

In *Polistes*, the peck-order runs about in parallel with the development of ovary. Namely, we can assume a gradient in the ovary development among the members of a same nest. The number of ovarioles is always 3 in each ovary and the difference of the development is merely quantitative. In the honeybee, the gradient would be expressed as an extreme case in the hyperbolic curve. Only one individual, the queen, lies in the highest stage and other individuals stand about equivalently at markedly lower stages as workers. The number of ovarioles differs considerably between both castes. The workers possess usually 4-6 ovarioles, while the queen is provided with more than 100 ones in each ovary. The behavioural patterns of the castes show also a sharp differentiation. The role of the queen is limited only to the oviposition and she shows no aggressiveness towards other individuals except her rivals, other queens. These qualitative difference is, though phenotypically, determined already during the larval stage. The colony of honeybee is maintained by such a sharp and stable caste differentiation. The organization of a colony by the dominance-subordination hierarchy, based upon *the difference in the same level*, is therefore neither possible nor necessary.

Moreover, the uniformity governing the workers and the enormous population size in the honeybee, suggest the absence of a hierarchical organization among workers. In contrast with *Polistes* and other insects with primitive social organization, the workers of honeybee possess no



great individual difference in both structural and, as suggested partially in the previous section, physiological characters. The population size of *Polistes* can be counted at most with hundreds, but that of the honeybee beyonds not rarely 10'000. The dominance-subordination hierarchy premises the absolute or relative interindividual recognition of the position in the dominance order. The absolute recognition among 10'000 individuals is hardly conceivable and the relative recognition among such numerous and monomorphic individuals, if possible, would not form a hierarchical organization.

However, it is an interesting fact that even in the honeybee colony possessing such a differentiated constitution, an aggressive behaviour can emerge by break-down of the equivalency on the ovarian state among workers. Whether this phenomenon shows the *nur mehr historisch verständliche Gegebenheit von Lorenz* (PARDI '46) or not, cannot be sufficiently responded at present. But at least it may be suggested that the maintenance of the caste stability is not completely independent in each cast but in some degree depends upon the existence of the other caste even in the honeybee.

Considering other social bees from the comparative standpoint, the occurrence of a hierarchical organization in the bumblebee societies may be probable as suggested by PARDI ('46, '50). The small population size, the not distinctly separated castes and the marked aggressiveness of queens or hibernated founding females to other females and workers resemble in many aspects to those of *Polistes*. The analysis of the social life of stingless bees, esp. the genus *Melipona* of South America seems to be surely one of the most interest problems from the comparative standpoint. The social organization of this genus possesses a highly developed differentiation, which shows different specializations compared to that of the honeybee. The queens have still only 4 ovarioles in each ovary like as in workers. Nevertheless, the differentiation of two castes is, after KERR ('48, '50), determined genotypically in this genus.

### Summary

The occurrence of an aggressive behaviour among the workers of queenless nuclei was described. The frequency of mauling and being mauled numbers showed a remarkable individual difference. It was assumed that the differential aggressiveness particular to individual and the differential physiological changes presumably in parallel with the development of ovary and releasing the aggressiveness of other nest-mates act respectively as the causes of those individual difference in aggressors and aggressees. In connection with these assumptions, some considerations on the interindividual relationships in the honeybee colony were given, together with the comparison of the social organization in *Polistes* and *Apis*. The absence of the hierarchical organization in the honeybee colony was briefly discussed.



## REFERENCES

1950. ALTMANN (G.). — Ein Sexualwirkstoff bei Honigbiene [*Zs. Bienenforsch.*, **1**, (2), 24]. — 1952. Die Lokalisation der Sexualwirkstoff bei der Honigbiene [*Ibid.*, **1**, (7)].
1934. BEECKEN (W.). — Ueber die Putz- und Säuberungshandlung der Honigbiene (*Arch. Bienenkd.*, **15**, 213).
1952. BUTLER (C. G.), FREE (J. B.). — The behaviour of worker honeybees at the hive entrance (*Behaviour*, **4**, 262).
1950. CHAUVIN (R.). — Déterminisme du polymorphisme social chez les Abeilles (*Colloq. intern. C.N.R.S.*, 34, *Structure et physiologie des sociétés animales*, Paris, 117).
1949. EMERSON (A.). — The organization of insect societies (ALLEE et al. *Principles of animal ecology*, Philadelphia et London, 419).
1942. HESS (G.). — Ueber die Einfluss der Weisellosigkeit und des Fruchtbarkeitsvitamins E auf die Ovarien der Bienenarbeiterin (*Beih. Schweiz. Bienen Ztg*, **2**, 33) (After CHAUVIN '50 and PAIN et VERGÉ '50).
1948. KERR (W. E.). — Estudos sobre o genero *Melipona* (*Ann. Esc. Supr. Agr. „Luiz de Queiroz”*, Univ. São Paulo, **5**, 181). — 1950. Evolution of the mechanism of caste determination in the genus *Melipona* (*Evolution*, **4**, 7).
1950. LECOMTE (J.). — Sur le déterminisme de la formation de la grappe chez les Abeilles (*Zs. vergl. Physiol.*, **32**, 499). — 1951. Les facteurs de l'agressivité chez l'Abeille (*C. R. Acad. Sci.*, **232**, 1376). — 1951. Hétérogénéité dans le comportement agressif des ouvrières d'*Apis mellifica* (*Ibid.*, **234**, 890).
1951. LEPPIK (E. E.). — New insecticides are disastrous to bees (*Amer. Bee J.*, **91**, 462).
1951. PAIN (J.). — L'alimentation et le développement des ovaires chez l'ouvrière d'Abeille (*Apis mellifica* L.) (*Arch. intern. physiol.*, **59**, 203). — 1951. Vitamines et développement ovarien chez l'ouvrière d'Abeille (*C. R. Soc. Biol.*, **145**, 1505).
1950. PAIN (J.), VERGÉ (J.). — Contribution à l'étude de l'ovaire des ouvrières d'Abeille (*L'Apiculteur*, **11**).
1942. PARDI (L.). — Ricerche sui Polistini V, La poliginia iniziale di *Polistes gallicus* (L.) (*Boll. Istit. Entom. Univ. Bologna*, **14**, 1). — 1946. Recherche... VII. La « domination » e il ciclo ovarico annuale in *Polistes gallicus* (L.) (*Ibid.*, **15**, 25). — 1947. Recherche... X. Beobachtungen über das interindividuelle Verhalten bei *Polistes gallicus* (L.) (*Behaviour*, **1**, 138). — 1950. Dominazione e gerarchia in alcuni Invertebrati (*Colloq. intern. C.N.R.S.*, **34**, *Structure et physiologie des sociétés animales*, Paris, 183).
1949. PARK (O. W.). — The honeybee colony-life history. GROUT'S *The hive and the honeybee*, Hamilton, 69-73.
1953. SAKAGAMI (SH. F.). — Untersuchungen über die Arbeitsteilung in einem Zwergvolk der Honigbiene. Beiträge zur Biologie des Bienenvolkes, *Apis mellifera* L. I. (*Jap. J. Zool.*, **11**, 117). — 1953. Arbeitsteilung der Arbeiterinnen in einem Zwergvolk, bestehend aus gleichaltrigen Volksgenossen, Beitrag... II (*Jour. Fac. Sci. Hokkaido Univ.*, Ser. VI, Zool., **11**, 343).
1953. SCHICK (W.). — Ueber die Wirkung von Giftstoffen auf die Tänze der Bienen (*Zs. vergl. Physiol.*, **35**, 105).
1924. TOKUDA (Y.). — Studies on the honeybee, with special reference to the Japanese honeybee (*Tr. Sapporo Nat. Hist. Soc.*, **9**, 1).



## DEUX GRANDES FIGURES DE LA SCIENCE DES INSECTES SOCIAUX

E. WASMANN et A. FOREL

Par R. STUMPER

(Luxembourg.)

Depuis des années, nous avons été sollicité à diverses reprises d'évoquer le souvenir des deux maîtres myrmécologues FOREL et WASMANN que nous avons eu la bonne fortune d'avoir pu approcher. C'est avec joie que je saisis cette occasion pour m'acquitter d'une bien grande dette de reconnaissance envers ces deux biologistes, qui non seulement m'avaient en quelque sorte initié à l'étude des Fourmis, mais qui m'avaient, pendant de longues années, témoigné tant d'amicale et de paternelle sollicitude. On comprendra que les souvenirs que je garde de ces relations sont fortement ancrés dans ma mémoire et que je les cultive avec gratitude, doublée d'une non moins évidente affection. Ce qui m'a, en outre, déterminé d'écrire ces pages, c'est que j'appartiens à cette génération en voie de disparition, qui avait encore le privilège de vivre dans l'ambiance de cette inoubliable phalange de chercheurs, dont A. FOREL et E. WASMANN furent les pontifes incontestés, avec M. W. WHEELER, C. EMERY, Ch. JANET, F. SANTSCHI. Évoquer, à l'attention des jeunes qui ne les connaissent qu'à travers leur œuvre, la personnalité de quelques grandes figures de la science des Insectes sociaux, voilà un autre but de ce propos. Enfin, que l'on veuille considérer le présent hommage posthume comme un faible trait d'union entre un passé particulièrement riche de la myrmécologie et cet avenir, plein de promesses, qui se dessine devant les aspirations de la jeune Union Internationale pour l'Étude des Insectes Sociaux.

ERICH WASMANN

Je suis très tôt venu aux sciences naturelles. Aussi loin que je remonte dans mes souvenirs, je me revois parcourir les prés et les champs, cherchant de belles plantes ou chassant des papillons. Plus tard je m'amusais à faire des expériences chimiques qui ne furent pas toujours inoffensives. Mais c'était surtout le grouillement insolite des Fourmis qui piquait la curiosité du jeune garçon. Le premier souvenir précis que j'en garde remonte vers l'année 1905 ; j'avais alors dix ans. Je me revois accroupi devant une

caravane de petites Fourmis noires et luisantes, qui longeaient le bas d'un mur de notre jardin. Il s'agit, comme je devais l'apprendre plus tard, de la Fourmi fuligineuse (*Dendrolasius fuliginosus*), dont les sécrétions odorantes continuent encore maintenant à occuper mes loisirs de chimiste myrmécologue.

Mon intérêt pour les Fourmis recevait, quelques années plus tard, de plus substantielles nourritures aux leçons d'histoire naturelle données par un jeune professeur, à l'Athénée de Luxembourg. L'enseignement de cet excellent pédagogue, M. Gustave FABER, était si vivant qu'il déterminait plus d'un élève à s'orienter vers des carrières scientifiques. C'est de sa bouche que j'entendis pour la première fois le nom du R. P. WASMANN, et j'appris à la même occasion que ce spécialiste en matière de Fourmis habitait au cloître des Jésuites, à Luxembourg. Mais, à cette époque-là, les sports, surtout le football, occupaient le plus clair de mon temps. On pratiquait alors le ballon rond sur le glacis des anciennes fortifications de la ville, sur lequel donnait d'ailleurs aussi notre maison. Un jour, alors que nous faisions une partie devant notre porte, mes regards furent attirés par un abbé qui tournait et retournait des pierres jonchant un terrain vague avoisinant. L'attention avec laquelle l'abbé examinait le dessous des pierres — que je savais être un habitat de Fourmis — décéla l'amateur de ces Insectes et je me mis à l'identifier au P. WASMANN. C'était bien lui, comme je l'appris plus tard. Signalons, en passant, que c'est à cet endroit que WASMANN avait trouvé l'intéressant myrmécophile *Dinarda pygmæa*, un Staphylin commensal de *Formica fusco-rufibarbis*. Cet Insecte a même joué un certain rôle dans l'histoire du transformisme. Il est le plus petit d'une série de quatre formes, vivant chacune chez des Fourmis : *Dinarda mærkeli* chez *Formica rufa* ; *D. dentata* chez *F. sanguinea* ; *D. hagensi* chez *F. exsecta* et *D. pygmæa* chez *F. fusco-rufibarbis*. Chacune de ces espèces est adaptée à la taille de son hôte respectif. En raison de leur grande similitude morphologique et du fait qu'il existe des formes intermédiaires, WASMANN avait considéré ces *Dinarda* comme une preuve directe du transformisme, et il admettait qu'il s'agissait d'un exemple de dissociation évolutive toute récente, probablement encore en voie de diversification. WASMANN joignait cet exemple à celui des *Atemeles*, dont il avait aussi trouvé des espèces peu différenciées à Luxembourg, et également au même glacis. Les publications afférentes (1) de WASMANN avaient eu, à l'époque, un certain retentissement, comme le prouve le détail assez intéressant suivant, et que nous tenons de feu E. KLEIN, notre ancien professeur de biologie aux Cours Supérieurs à Luxembourg. Lorsqu'en 1907 le botaniste J. REINKE, l'un des protagonistes les plus écoutés du vitalisme, fit une conférence à Luxembourg, le professeur E. KLEIN organisa une rencontre entre WASMANN et REINKE. Celui-ci aborda le myrmécologue par les paroles : « Alors, c'est donc

(1) Gibt es Arten die heute noch in der Stammesenbwicklung begriffen sind ? (*Biolog. Zentralbl.*, 21, 1901, p. 689-711 et 737-752). — Beispiele recenter Artenbildung bei Amiesengästen und Termitengästen (*Biolog. Zentralbl.*, 26, 1906, p. 565-580).



vous, un jésuite, qui venez d'apporter à la théorie transformiste les premières preuves directes et vivantes. » REINKE faisait précisément allusion aux travaux de WASMANN sur les *Dinarda* et les *Atemeles*. Depuis lors, ces exemples ont perdu de leur éclat ; devant le nombre croissant de cas analogues de toutes les amplitudes on est aussi devenu plus prudent. Ainsi, pour rester dans le domaine de la myrmécophilie, nous avons remarqué que la taille de l'Isopode *Plathyarthus hofmannseggi* varie en raison directe avec celle de leurs hôtes, sans qu'une distinction taxonomique s'avère nécessaire (1). Y a-t-il donc effectivement adaptation de ce commensal à la taille de l'hôte, ou celui-ci élimine-t-il les individus relativement trop grands au fur et à mesure de leur développement ? Et est-ce que les différences morphologiques entre les quatre formes de *Dinarda* sont suffisantes pour justifier une différenciation intra- ou même interspécifique ?

C'est en 1909 que j'entrai en rapports directs avec le R. P. WASMANN, et voici dans quelles circonstances : la société naturaliste allemande « Kosmos » venait de publier un petit volume intitulé : *Krieg und Frieden im Ameisenstaat*, par K. SAJO. La lecture de ce livre, tout en me révélant la renommée internationale de WASMANN — qui n'habitait qu'à quelques centaines de pas de notre demeure — m'incita à rendre visite à l'éminent biologiste. Ce pas peut paraître passablement téméraire de la part d'un garçonnet, mais je m'y sentis quelque peu autorisé par le fait qu'un bon nombre de mes condisciples fréquentaient des Pères jésuites. Bref, dans mon insouciance juvénile, je me présentai un beau jour à la porte du monastère. Pour la circonstance solennelle, j'avais endossé mon costume de dimanche et me voici à l'entrée de l'impressionnant bâtiment. Je sonne, le Frère portier m'introduit dans une salle d'attente toute sobre en me demandant l'objet de la visite. A ma réponse que j'aimerais parler au R. P. WASMANN, le Frère concierge me toise d'un regard mi-amusé, mi-réprobateur et s'en va s'enquérir si le Frère WASMANN veut bien me recevoir. Au bout d'un petit temps, qui me paraît interminable, j'entends des pas dans le couloir sonore, la porte s'ouvre et me voilà devant WASMANN : c'est un homme plutôt petit, d'allure chétive, vêtu d'une espèce de soutane ; sa vive physionomie, aux traits fins, aux yeux intelligents, frappe d'emblée. Son front un peu bombé lui donne un air décidé et quelque peu têtue. WASMANN jette sur moi un regard scrutateur, demande mes noms, âge, qualités et le but de ma visite. Je balbutie le désir d'en apprendre un peu plus long sur l'histoire des Fourmis que ce que j'en sais par la lecture du petit ouvrage de SAJO — que j'avais prudemment pris avec moi comme pièce de légitimation — et par mes maigres propres observations. Le regard de WASMANN s'adoucit et il m'invite tout sim-

(1) Ayant communiqué en 1919 cet intéressant détail à E. WASMANN, il a inspecté sa collection et l'a confirmé en précisant que la taille moyenne des individus de ce *Cloporte cavernicole* se trouve réellement en rapport avec celle de ses hôtes dont il hante, par son allure étrange, les souterrains. Il me recommanda d'en étudier l'éthologie très peu connue, mais le « mystère du fantôme » des fourmilières demeure, aujourd'hui encore, entier.

plement à le suivre. Nous montons dans sa cellule, bien spacieuse, il est vrai, mais encombrée, aux côtés du lit, par une multitude de choses merveilleuses. Pendant plus d'une heure WASMANN me montre ses collections de Fourmis, de Termites, de Myrmécophiles, m'explique au microscope une coupe de Fourmi, me fait admirer ses nids artificiels, bref, me donne une magistrale leçon, en intercalant de précieux conseils sur la façon d'étudier les chères bestioles. Il me signifie enfin que sa santé est bien ébranlée : je comprends, l'audience est terminée. Toujours intimidé, mais exalté par les belles choses que je viens de voir et de toucher, je m'empresse de formuler de vagues remerciements, mais WASMANN coupe court en me disant qu'il vaut mieux reporter ma gratitude aux Fourmis, qu'il m'invite chaudement à étudier, dans la mesure du possible, mais, ajoute-t-il paternellement, en ne négligeant pas mes études scolaires. En me reconduisant, WASMANN me fit encore voir l'immense bibliothèque du cloître, et puis je pris congé du grand myrmécologue, qui venait de me témoigner tant de bienveillance, qui s'était montré d'une si chaude et affable simplicité. L'heure éblouissante était terminée...

C'est ainsi que commença pour moi une longue séquence de captivantes aventures myrmécologiques. Dans la suite, j'ai revu plusieurs fois WASMANN, qui me recevait toujours avec une parfaite affabilité. Mais il arriva aussi qu'il ne pouvait me voir, son état de santé l'ayant cloué au lit. Je le rencontrais parfois en ville et chaque fois il s'arrêta pour demander de mes nouvelles. Nos contacts personnels prirent fin en 1911, quand l'établissement luxembourgeois des Jésuites fut dissous et que WASMANN transporta son domicile au collège des Jésuites Saint-Ignace, à Valkenburg, aux Pays-Bas.

Pendant son séjour à Luxembourg, le bruit courait, en un certain moment, que WASMANN était en difficultés avec ses supérieurs ; on chuchotait même qu'il allait quitter l'ordre pour recouvrer son entière indépendance et entrer dans l'enseignement universitaire, mais tout cela n'était que d'incontrôlables racontars ; le fait est qu'il est toujours resté un membre dévoué de la Société de Jésus et qu'il a rendu de très appréciables services à son église.

Je ne devais reprendre mes relations, épistolaires désormais, avec WASMANN qu'en 1916. A partir de cette année, je restai en correspondance, intermittente il est vrai, avec lui, jusqu'aux dernières années de sa vie. Un nuage passa sur nos relations vers 1920, lorsque WASMANN me demanda si j'étais bon catholique et que je dus lui apprendre que la science m'avait fait aboutir à une attitude agnostique devant l'insondable mystère de l'Être et que mon besoin de liberté s'opposait à tout dogmatisme. Il s'en montra fort affligé, mais ne me refusait, pour cela, nullement sa bienveillance.

\* \* \*

Le moment me semble venu de retracer brièvement la vie et l'œuvre d'Erich WASMANN.

Il est né le 29 mai 1859, l'année même de la parution de l'*Origine des Espèces* par Ch. DARWIN, à Meran, dans le Tirol autrichien, de parents d'origine hambourgeoise. Son père, Frédéric WASMANN (1805-1886), était peintre, appartenant à l'école postromantique. Bien qu'il ne compte pas parmi les grands maîtres de la peinture allemande, son œuvre est très appréciée et jouit même, depuis quelques lustres, d'un regain d'intérêt. L'amateur de peinture qui s'intéresse à son œuvre visitera, avec fruit,



*E. Wasmann L.*

Fig. 1.

le musée O. Reinhardt, à Winthertur, où une salle entière est consacrée aux tableaux de F. WASMANN. Celui-ci, né protestant, s'était converti à la religion catholique ; il en était de même pour son épouse.

Dès son jeune âge, Erich WASMANN manifestait des dispositions particulières pour les sciences naturelles. Il s'intéressait surtout aux Insectes, ce qui lui valut le sobriquet de « Carabus » de la part de ses condisciples. Jusqu'à l'âge de quinze ans, le jeune garçon recevait son instruction aux écoles des Bénédictins et des Franciscains, à Meran et à Hall. En 1874, on offrait à F. WASMANN une place libre pour son fils dans le collège des

Jésuites, à Feldkirch, mais à condition que le stipendié devint missionnaire. Cela ne plut nullement au jeune Erich, mais, l'année suivante, on répéta l'offre sans poser de conditions. Cette fois-ci, il accepta et entra au collège Stella Matutina de Feldkirch, dans le Vorarlberg. Quelques mois de séjour dans cette ambiance ont suffi pour amener le jeune homme à entrer dans l'ordre. Il est fort probable que la fréquentation du beau musée d'histoire naturelle du collège et le contact avec le conservateur, le R. P. H. KLENE, ont eu leur part dans cette décision. En septembre 1875, E. WASMANN commence son noviciat, dans la province allemande de la Société de Jésus, et on le voit au collège des novices, à Exaeten (Limbourg hollandais). Entre 1877 et 1879, il fait ses humanités à Wijnandsrade (Pays-Bas); entre 1879 et 1882, il reçoit son instruction philosophique à Blyenbeek (Pays-Bas), et les années 1885 à 1890 sont consacrées aux études théologiques proprement dites. Le 2 juillet 1888, WASMANN reçoit la prêtrise et, le 2 février 1893, il fait ses vœux monastiques. Entre 1890 et 1893, il approfondit ses connaissances zoologiques à l'Université allemande de Prague, sous la direction des professeurs HATSCHKE et CORI; plus tard, il perfectionne sa technique microscopique à l'institut Carnoy de Louvain. Entre 1899 et 1911, WASMANN habitait à Luxembourg, où l'ordre avait érigé un superbe cloître, destiné à recevoir l'équipe des écrivains et savants jésuites groupés autour de la revue *Stimmen der Zeit*. Depuis 1890, WASMANN faisait partie de la rédaction de cette revue; il le restait jusqu'à sa mort. Ce fut d'ailleurs son unique situation officielle et il convient de rectifier ici l'erreur assez répandue que WASMANN ait été professeur aux collèges des Jésuites. Non, jamais il n'a eu besoin d'exercer le professorat. Il jouissait pendant toute sa vie du rare et enviable privilège de pouvoir se consacrer entièrement à ce qu'il chérissait tant : les recherches entomologiques et les études biologiques. Même comme rédacteur des *Stimmen der Zeit*, il n'a eu à s'occuper que de problèmes biologiques. L'ordre avait très tôt reconnu les dispositions exceptionnelles du novice et lui permettait de poursuivre ses travaux biologiques, prévoyant sans doute tout le profit qui en résulterait pour la cause commune.

Le jeune novice commença de suite à chasser les Insectes dans les alentours d'Exaeten. Devant l'attitude quelque peu narquoise de ses condisciples, orientés plutôt vers les lettres et les sciences morales, WASMANN voulut démontrer la valeur esthétique des sciences naturelles. Il invita ses confrères et maîtres à une causerie, laquelle — détail amusant, et qui plaira sans doute à Jean ROSTAND — porta sur le sujet pour le moins inattendu : la beauté des Crapauds. Ce fut, paraît-il, un plein succès, peut-être moins pour les Batraciens que pour le jeune naturaliste.

En 1883, WASMANN publia son premier travail, une étude biologique et philosophique sur le Coléoptère « enrouleur de cigares », *Rhynchites betulæ*. Le débutant s'y révèle observateur sagace, porté aux idées générales. Ce mémoire renferme en germe l'essentiel des idées ultérieures de l'auteur sur la psychologie animale et l'évolution des instincts. Évolutionniste tempéré, il l'était déjà en 1883, et il l'est resté. Il ne cessait



d'insister sur les « facteurs internes » de l'évolution des organismes. Ces facteurs — que les adversaires de WASMANN se plaisaient à considérer comme d'inspiration scolastique —, si on les débarrasse de la gaine théologique dont le Père jésuite les avait entourés, constituent cependant une préfiguration des gènes du mutationnisme actuel.

C'est vers 1883 que WASMANN tomba très gravement malade et qu'il dut interrompre ses études pendant de longs mois. De violentes hémorragies pulmonaires se déclarèrent, décelant un mal qui minera sa santé jusqu'à la mort. De nombreuses rechutes, plus ou moins graves, entrecoupaient son existence, et plus d'une fois on le disait mourant. En 1918, il m'écrivit entre autre : « Depuis trente-neuf années je suis poitrinaire, mais je ne m'en plains pas. » Les premiers symptômes de sa maladie (abcès gangreneux du poumon, avec toux et fièvres persistantes) doivent donc remonter à 1879 ; WASMANN avait alors vingt ans, mais il devait, malgré tout, atteindre l'âge respectable de soixante-douze ans. D'une autre lettre, datée de 1920, je traduis le passage suivant : « Je suis toujours un homme bien malade ; après mes conférences de Fribourg, en automne 1919, j'ai été atteint d'une pneumonie aiguë, qui m'a amené au bord de la tombe. Qu'importe, je continue paisiblement ma besogne. Je veux, du moins, vendre ma peau aussi cher que possible, pour la cause à laquelle je suis attaché de tout mon cœur, le christianisme. » En fait, WASMANN a supporté les péripéties de son mal avec une rare résignation, fruit, sans doute, de sa foi chrétienne.

Pendant les périodes de validité, heureusement assez fréquentes, WASMANN ne se ménageait point. Sa puissance de travail et de concentration, son ardeur et sa persévérance forcent encore aujourd'hui l'admiration unanime. D'habitude il se levait à trois heures et demie du matin, pour se mettre tout de suite à la besogne, qui se prolongeait tard dans la soirée. Quelques heures de sommeil lui suffisaient en général. Dans tout ce qu'il entreprenait, il faisait preuve d'un soin diligent et d'une scrupuleuse exactitude. Cela se traduit même par le tracé fin et méticuleux de son écriture. Épistolier consommé, ses lettres sont des modèles de courtoisie, de bienveillance et de documentation minutieuse. Son style est toujours très soigné et tous ses écrits sont d'une limpidité exemplaire, même si l'on éprouve parfois des difficultés à suivre l'auteur dans sa spacieuse casuistique.

Mais comment WASMANN en était-il venu aux Fourmis, alors qu'on le croyait plutôt passionné pour les Coléoptères ? Ce fut la lecture de l'ouvrage : *Fourmis, Abeilles et Guêpes*, de Sir John LUBBOCK (Lord Avebury), qui opéra ce changement. Les observations et expériences décrites dans cet ouvrage, qui eut à l'époque beaucoup de succès auprès du grand public, éveillèrent la curiosité intéressée du jeune WASMANN, et il désira se convaincre par lui-même de la réalité des descriptions et du bien fondé des déductions de LUBBOCK. Il se mit en devoir de lire les ouvrages des LATREILLE, HUBER, FOREL, ANDRÉ, McCOOK, et bientôt on le voit parcourir les landes limbourgeoises, à la chasse aux Fourmis.

En peu de temps il avait trouvé cette extraordinaire série des Fourmis esclavagistes et parasitiques, qui constituent, aujourd'hui encore, l'un des chapitres les plus troublants de la biologie. Il y avait bien de quoi enthousiasmer le jeune WASMANN, qui amassait bientôt une riche moisson d'observations et d'expériences nouvelles. Les fruits de ces investigations furent publiés et réunis, en 1891, dans le volume désormais classique : *Die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen*, dont une deuxième édition, malheureusement restée inachevée, parut en 1915.

Le contact avec nos industriels hexapodes amena bientôt le jeune chercheur à porter son attention sur cette multitude bariolée et inconnue d'Insectes étrangers qui peuplent les fourmilières et qui partagent, plus ou moins intimement, la vie de leurs hôtes. Ce domaine, encore inexploré, devenait la véritable spécialité de WASMANN, qui, tout en l'étendant aux Termites, en faisait une branche nouvelle, et combien intéressante, de la biologie. Par un heureux retour des choses, il revenait ainsi aux Coléoptères, qui forment, en effet, la grande majorité des myrmécophiles et termitophiles, comme WASMANN avait baptisé ses nouveaux amis (1). Il distingua, selon la nature et l'intimité des rapports mutuels entre les intrus et les hôtes, les cinq catégories des symphiles, synœcètes, synechtres, trophobiontes et parasites proprement dits, classification valable encore maintenant, bien qu'elle ne couvre plus toute la réalité. L'œuvre écrite de WASMANN comprend 289 *Contributions à la connaissance des myrmécophiles et termitophiles* — qui se rapportent à des Insectes qu'il recevait des cinq continents — alors que le total de ses publications atteint le chiffre impressionnant de 750 (dont 434 d'ordre entomologique), ce qui paraît proprement incroyable quand on songe à la santé précaire de l'auteur. Et dire que tout cela ne représente qu'une partie de son activité ! WASMANN a ainsi créé une nouvelle branche de la biologie. Ses recherches englobent tous les aspects de la myrméco- et de la termitophilie, allant de la systématique à la philosophie, en passant par l'anatomie et l'éthologie. Son livre fondamental, de son propre aveu le plus réussi : *Die Gastpflege der Ameisen, ihre biologischen und philosophischen Probleme*, paru en 1920, se termine même par des considérations apolo-gétiques.

WASMANN a toujours attaché une importance particulière aux caractères adaptatifs, souvent si curieux et même paradoxaux, des myrmécophiles. Il les expliquait à la lumière de l'évolutionnisme qu'il plaçait, lui aussi, au cœur des sciences naturelles. Mais un Père jésuite adhérent à la théorie transformiste, voilà du nouveau à cette époque ! Toutefois WASMANN n'acceptait qu'un évolutionnisme mitigé et polyphylétique. Selon lui, l'omnipotence darwinienne du hasard n'était que de l'impuissance créatrice. Les causes qui président au développement du monde animé étaient pour lui les fameux « agents internes », les facteurs externes ne jouant que des rôles régulateurs ou canalisateurs de la poussée évolu-

(1) WASMANN employait aussi les termes plus généraux de myrmécoxénie et termitoxénie pour désigner l'ensemble des phénomènes relatifs à ce genre de cobiose.

tive, de source divine. Il va sans dire que WASMANN, en accord avec les dogmes de sa religion, n'admettait pas l'origine animale de l'Homme. La création d'un monde évoluable était, pour WASMANN, plus digne de son Dieu que la création d'un monde fixe, aux êtres vivants immuables.

D'avoir délibérément et arbitrairement écarté l'Homme de l'évolution animale, voilà sans doute la faiblesse de la conception wasmannienne et ses adversaires n'ont pas manqué de l'attaquer sur ce point. Mais WASMANN se défendait avec une âpre ténacité et alla même jusqu'à provoquer des débats contradictoires publics, comme cette rencontre, demeurée célèbre, de Berlin où il affronta en 1907 courageusement, devant deux mille auditeurs, le feu d'une douzaine d'adversaires de grande renommée, groupés autour du professeur berlinois, L. PLATE. Le résultat scientifique de cette rencontre spectaculaire fut plutôt mince, chacun des orateurs demeurant sur ses positions. Mais WASMANN recueillit quand même un retentissant succès publicitaire, qui ne fit que rehausser la renommée, déjà si grande, du « père des Fourmis ». A cette époque, il habitait à Luxembourg; il avait alors atteint, avec la cinquantaine, la plénitude de ses moyens et l'apogée de sa gloire. Multipliant dans les années suivantes ses conférences, on le voyait prendre la parole aux congrès scientifiques et occuper, tour à tour, des tribunes publiques ou universitaires, dans les principaux pays européens.

Partisan convaincu, et même passionné, de l'évolutionnisme, mais toujours restreint aux limites que lui imposait sa religion, WASMANN se vit amené à doter la doctrine transformiste de théories auxiliaires, pour expliquer certains phénomènes de la myrmécophilie. Il imagina entre autres la théorie de la « sélection amicale » pour faire comprendre le développement de certains Symphiles, en particulier des *Lomechusa*, et qui faisait intervenir une action sélective instinctive de la part des Fourmis-hôtes. Cette théorie semble avoir disparu avec son auteur. Un sort analogue paraît être réservé à une autre de ses théories, destinée à expliquer la genèse des pseudogynes dans les fourmilières infestées par des *Lomechusa* ou *Atemeles*.

\* \* \*

WASMANN a quitté Luxembourg en 1911, pour se fixer à Valkenburg, dans le Limbourg hollandais. Il y continuait et parachevait son œuvre. Parmi les différentes distinctions honorifiques dont on le gratifia, signalons le titre de docteur *honoris causa* que lui offrit, en 1921, l'Université de Fribourg, en Suisse, et le volume que lui dédia la Société allemande de Zoologie, en 1929, à l'occasion de son soixante-dixième anniversaire, et auquel collaborèrent trente et un savants du monde entier. A partir de 1930, les forces du vieux lutteur déclinaient rapidement et il s'est doucement éteint le 26 février 1931. Il a été enterré au cimetière du collège Saint-Ignace, à Valkenburg, mais ce n'est pas sa dernière demeure. Pendant la guerre, les Allemands firent main basse sur les propriétés des Jésuites, aux Pays-Bas; les habitants des cloîtres furent dispersés et le cimetière



du collège Saint-Ignace fut dévasté. C'est au cimetière municipal de Valkenburg que les restes de WASMANN ont trouvé maintenant leur dernier asile.

A sa mort, il avait légué sa bibliothèque et ses collections à son ordre, qui en avait fait le *Museum Wasmannianum*, placé sous la surveillance d'un conservateur, un ancien collaborateur de WASMANN, le R. P. H. SCHMITZ. Après bien des avatars — en 1942, transfert des collections à Berlin par l'occupant allemand ; récupération après la guerre avec l'aide d'un major américain, en 1945 — l'important legs de WASMANN se trouve maintenant au musée d'histoire naturelle de Maestricht. L'ayant visité il y a quelques années, j'ai dû reconnaître l'amère vérité du mot que les morts vont vite, mais, depuis lors, des mains secourables et reconnaissantes sont en train de faire de la salle qui héberge actuellement le Musée Wasmannien une demeure vraiment digne de la mémoire de l'éminent biologiste et myrmécologue que fut le R. P. Erich WASMANN S. J.

\*  
\* \*

WASMANN rangera pour toujours parmi les classiques de l'entomologie. Il a enrichi cette discipline d'un nombre impressionnant de découvertes, naturellement d'importance variable. A lui seul il a décrit environ 1 500 formes nouvelles d'Insectes, la plupart myrmécophiles et termitophiles. Il a créé de toutes pièces la branche si captivante qui traite des Insectes étrangers vivant dans les fourmilières et les termitières, branche qui a fait école et qui continue sans cesse à s'étendre. Les spéculations de WASMANN, empreintes d'un évolutionnisme aujourd'hui dépassé et d'un finalisme difficilement acceptable, ne sont pas à l'abri des critiques actuelles et futures, mais n'est-ce pas là le sort de toutes les théories ? Je n'ai pas qualité pour porter un jugement sur l'œuvre philosophique et apolégétique du Père jésuite. Mais il faut bien reconnaître qu'il a été l'un des promoteurs les plus actifs d'une conciliation des sciences naturelles, en l'occurrence de la doctrine transformiste, avec la dogmatique chrétienne. En regard des progrès tumultueux de l'évolutionnisme et des passions déchaînées autour de ce problème capital, la tâche que WASMANN s'était assignée a été très ardue, et ses efforts ne sont certainement pas allés sans heurts et sans résistances. De cela WASMANN a été le premier à subir les conséquences et à ressentir à la fois la satisfaction et l'amertume. Personne ne connaîtra au juste le drame intime qui a agité l'âme du savant jésuite, habitée par les tendances opposées de la science et de la foi. N'a-t-il jamais été visité, ou même effleuré, par le Doute, ce beau tourment du savant ? Ne s'est-il jamais senti prisonnier de ses dogmes ? N'avait-il pas aussi un certain complexe d'infériorité vis-à-vis de ses collègues jouissant d'une plus ample liberté d'esprit et d'action ? Jusqu'à quel point peut-on mettre son irritabilité pointilleuse, sa combativité, sa susceptibilité et même son ardeur au travail sur le compte d'un pareil complexe ? Je l'ignore, et il serait téméraire de s'aventurer dans des conjectures hasardeuses.



Le fait est qu'il a toujours été un fidèle et fervent serviteur de sa religion. Il a défendu sa cause avec habileté, une force et une loyauté qui réclament le respect, même celui de ses adversaires. Luttant dans les rangs avancés de son ordre, il a, sans toutefois arriver à convaincre tout le monde, dépensé le meilleur de ses forces à vouloir concilier des inconciliables.

« C'est un observateur admirable, d'une patience et d'une lucidité exemplaires. Regrettons seulement qu'aux instants où les explications deviennent difficiles le théologien ou le casuiste se superpose au savant et s'efforce d'excuser, ou de glorifier, un Dieu qui, trop manifestement, est celui de son ordre. » Voilà comment Maurice MÆTERLINCK a jugé le P. WASMANN, et nous croyons qu'il a touché juste.

Mais, comme mot de la fin, je voudrais citer WASMANN lui-même. Dans une des dernières lettres reçues de lui, il porte ce jugement sévère et sommaire, mais combien noble dans son humilité, sur sa propre œuvre (1) :

« Beaucoup entrepris, achevé peu. Si brève est la vie humaine ! »

## AUGUSTE FOREL

C'est à la Suisse que revient le mérite d'avoir apporté la plus riche contribution à nos connaissances sur les Fourmis. Le nombre et la valeur des myrmécologues suisses sont impressionnants : Ch. BONNET (1720-1798) ; P. HUBER (1777-1840) ; F.-E. BUGNION (1845-1939) ; C. EMERY (1848-1925) ; A. FOREL (1848-1931) ; E. A. GOELDI (1859-1917) ; F. SANTSCHI (1872-1940) ; et, parmi les vivants, R. STAEGER, R. BRUN, H. KUTTER... mais à quoi bon multiplier les exemples quand il y a un savant de la taille d'Auguste FOREL ! Cela paraîtra étonnant au premier abord, mais rappelons que le sentiment de la nature est fortement enraciné dans ce pays et que les républiques myrmécéennes ont toutes les qualités requises pour éveiller de lointains échos dans l'âme des vieux démocrates helvétiques. Si, de cette sorte, le terrain est fort propice à l'éclosion de vocations myrmécologiques, il ne faudra pas oublier l'exemple vivifiant de P. HUBER et A. FOREL, dont l'influence jouit d'une incontestable permanence chez

(1) *Voici la liste des livres les plus importants publiés par WASMANN :*

1891. Die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen.

1894. Kritisches Verzeichnis der myrmekophilen und termitophilen Arthropoden.

1897. Vergleichende Studien über das Seelenleben der Ameisen und höheren Tiere (2<sup>e</sup> édit., 1900).

1897. Instinkt und Intelligenz im Tierreich.

1899. Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen (2<sup>e</sup> édit., 1909).

1902. Die moderne Biologie und Entwicklungslehre (3<sup>e</sup> édit., 1906).

1907. Der Kampf um das Entwicklungsproblem in Berlin.

1915. Das Gesellschaftsleben der Ameisen, I.

1920. Die Gastpflege der Ameisen, ihre biologischen und philosophischen Probleme.

1925. Die Ameisenmimikry, ein exakter Beitrag zum Mimikryproblem und zur Theorie der Angassung.

1934. Die Ameisen, die Termiten und ihre Gäste (livre posthume, contenant une belle introduction biographique par le R. P. H. SCHMITZ, dans laquelle nous avons puisé certaines données).

les naturalistes suisses. Signalons encore, en passant, que parmi les auteurs cités il y a six médecins : BUGNION, EMERY, FOREL, SANTSCHI, BRUN et STAEGER, dont les deux premiers ont bifurqué vers le professorat universitaire de zoologie, alors que FOREL et BRUN occupaient des chaires de psychiatrie ou de neurologie.

De tous les myrmécologues connus, Auguste FOREL est assurément la personnalité la plus puissante. Par l'étendue de son savoir et la force de son caractère, par son exceptionnelle capacité de travail et la polyvalence de ses talents, par l'originalité et l'élévation de ses idées et le rayonnement de ses multiples activités, il ne domine pas seulement tous ses collègues, mais est devenu l'une des figures représentatives de l'époque. Ses travaux myrmécologiques font de lui le classique de cette branche, et on le considère, à juste titre, comme le véritable fondateur de la myrmécologie. On lui doit des recherches fondamentales sur l'anatomie, l'éthologie, la psychologie et la systématique de ces Insectes. Mais cela est loin d'épuiser son activité créatrice : l'anatomie du cerveau humain, la psychologie normale et anormale de l'homme, la psychiatrie, la psychothérapie et le traitement des maladies mentales lui doivent beaucoup. Pourtant, au delà de toutes ces activités scientifiques, on placera l'incessant combat qu'il n'a cessé de mener pour le relèvement moral et le bien-être social de l'homme.

Tous ceux — et ils sont nombreux — qui ont entretenu des rapports avec FOREL, aussi brefs qu'ils aient été, ont subi le rare et salubre pouvoir de séduction qu'il exerçait sur son entourage. Il n'y a guère d'être qui ait une noblesse de cœur comparable à la sienne. Sa bonté, sa probité intellectuelle et morale ainsi que son altruisme demeurent exemplaires. Devant l'insistance de ses attitudes de réformateur du monde — dans lesquelles entre toujours une certaine part de naïveté — tout sentiment du ridicule, si prompt à surgir en pareille occurrence, abdique totalement. Il ne se bornait pas à développer et à propager des considérations théoriques sur le devoir social, mais il traduisait ses convictions par des actes. Sa grandeur, universellement reconnue d'ailleurs, est qu'il a exercé le métier d'homme au sens élevé du terme.

Il la connaissait bien, la condition humaine. Sa profession de médecin aliéniste, ses connaissances étendues en biologie et aussi ses âpres luttes pour le bien-être moral et social — lutte qu'il menait avec une implacable franchise, ce qui ne manquait pas de lui attirer de vives animosités de la part de ceux dont il secouait la torpeur du cœur — lui avaient très tôt révélé la nature humaine. Oh ! certes, il n'avait pas une opinion flatteuse de l'homme, cet être cruel, méchant, menteur, lubrique et essentiellement contradictoire. Trait significatif : l'adage *homo homini lupus* était celui qui revenait le plus souvent dans sa bouche. Mais aussi cet autre, fruit de sa propre expérience : « Cherchez et vous trouverez, mais pas ce que vous avez cherché ! » Malgré sa profonde connaissance des tares humaines, malgré son mépris de l'homme, il aimait sincèrement les hommes. Son constant souci était de vaincre le pessimisme, conduisant trop facilement

à l'inaction, et de le sublimer en un optimisme actif et agissant. L'imperfection de l'homme devenait ainsi pour FOREL source et prétexte du perfectionnement humain, auquel il restait attaché de toutes ses forces jusqu'à son dernier souffle.

Il est difficile, sinon impossible, de faire tenir tous les aspects de son activité dans un bref résumé, qui ne pourra jamais rendre tous les harmoniques de son innombrable existence. Fait capital : *ses élans humanitaires s'inspirent essentiellement des leçons puisées chez ses chères Fourmis*. « Vous rencontrez de tout chez les Fourmis, aimait-il à répéter, tous les métiers y sont représentés, mais vous y chercherez vainement des orateurs, des bureaucrates, des hommes politiques, des pédants, des généraux, ni même des caporaux... » Et FOREL de se demander ce qu'il faudrait entreprendre pour que l'homme s'approche davantage de la vertueuse Fourmi, sans renoncer pour cela à son humanité ?

Quoi de plus naturel que la Suisse place A. FOREL au premier rang de ses citoyens. Aussi, de nombreuses études biographiques lui ont été consacrées (1), mais aucune d'elles ne vaut, comme document humain, ses mémoires autobiographiques (2).

A bien des égards, A. FOREL fait aujourd'hui figure de pionnier et de précurseur, non seulement dans les domaines scientifiques ou médicaux. Il ne semble pas exagéré de dire que notre pauvre monde ne serait pas ce qu'il est actuellement si l'on avait mieux écouté les avertissements, si l'on avait mieux suivi les conseils de cet intrépide philanthrope. L'hésitante marche de l'évolution humaine a de curieux retours : ainsi le Mouvement du Réarmement moral, dont on parle tant aujourd'hui, est déjà préfiguré dans cet Ordre International pour la Culture et la Morale, créé par FOREL. Le Rotary International s'efforce aussi de réaliser cet autre idéal forélien : Servir. Et FOREL fut aussi l'un des premiers à proposer — vers 1913 déjà — un programme concret pour une future Ligue des Nations.

Nous vivons l'une des périodes les plus inquiétantes que l'humanité ait jamais traversées, on l'a dit et on le répète tous les jours. Devant le désarroi intellectuel et devant l'avachissement moral de l'homme, ravalé de plus en plus au rôle d'instrument de puissance, ne semble-t-il pas indispensable et urgent de faire revivre la puissante personnalité de FOREL, ce grand citoyen du monde, cet apôtre d'un humanisme laïque que l'on a, pour la pureté de son idéal et la simplicité de sa vie, tour à tour comparé aux sages de l'Antiquité, à TOLSTOI, à GANDHI... ?

(1) Bibliographia Foreliana. Aus Anlass seines sechzigsten Geburtstages herausgegeben von Wiener Freunden, Vienne, 1908. Ensuite :

O. VOLKART, August Forel (zuseinem 70. Geburtstag), Verlag W. Trösch., Olten, 1918. — Jean WAGNER, Auguste Forel, Lausanne, Ligue pour l'action morale, 1918. — Alex v. MURALT, August Forel, Orell Füssli Verlag., Zürich, 1935 (Schweizer Köpfe Heft 4-5). — H. BUESS : Schweizer Aerzte als Forscher, Entdecker und Erfinder, Bâle, 1945. — H. KUTTER, Mes souvenirs sur A. Forel, Suisse contemporaine 1949, p. 350-361.

(2) A. FOREL, Rückblick auf mein Leben. Europa Verlag, Zürich, 1935 ; Mémoires, Édité. La Baconnière, Neuchâtel, 1941.



\*  
\* \* \*

D'aucuns trouveront peut-être dithyrambique cette rapide évocation de FOREL, et pourtant rien ne nous y paraît excessif. Quoi qu'il en soit, elle ne rend que très imparfaitement les sentiments de gratitude que je garde à son endroit. Ce que je dois, en effet, à FOREL, dépasse largement les sciences naturelles, et, si l'on apprend que ma première rencontre avec lui équivaut bel et bien à un tournant décisif de ma vie, on comprendra la vénération que je porte à sa mémoire. D'avoir pu être, comme tant d'autres d'ailleurs, l'hôte passager à la « Fourmilière » à Yvorne, cela compte dans la vie d'un jeune étourdi, qui n'avait que frivolités en tête. D'avoir vu FOREL dans son intimité — et encore un FOREL diminué par les suites de son attaque d'apoplexie — cela a suffi pour me faire abandonner mes velléités sportives et me faire comprendre l'inanité des mondanités. Ce contact avec FOREL m'a, d'un coup, révélé la valeur du travail, les joies de la recherche scientifique et, par delà, tout le sens élevé que l'on peut donner, en dehors de toute liaison confessionnelle ou politique, à la vie. Le séjour à Yvorne, je le dois indirectement à WASMANN. Quand, en 1916, je partis à Genève pour y commencer mes études d'ingénieur-chimiste, WASMANN m'avait recommandé de demander à FOREL certains renseignements sur les Fourmis de la Suisse. A la lettre que j'écrivis à ce propos à FOREL, celui-ci me répondit tout simplement par une invitation de passer mes prochaines vacances chez lui. « Je suis heureux de chaque nouvel adepte des Fourmis, m'écrivit-il, mais, au lieu d'un laborieux échange de lettres, venez donc chez moi. On pourra alors causer de tout. Mais n'oubliez pas d'apporter quelques cartons vides de collectionneur : vous pourrez prendre, parmi mes doubles, tout ce qui vous intéresse... »

Je n'étais pas peu fier d'une invitation aussi aimable que flatteuse. Ce fut au début d'avril 1917 que je me rendis à Yvorne, par une froide journée d'avant-printemps. Le joli village d'Yvorne, situé près de l'embouchure du Rhône dans le lac Léman et de la petite ville d'Aigle, s'étage au milieu de vignobles sur le flanc de la montagne, au pied de la Tour d'Aï. L'on y jouit d'une vue superbe sur le massif des Alpes savoyardes et les Dents du Midi. Le train entra en gare vers deux heures de l'après-midi. FOREL m'attendit sur le perron de la petite station : un grand et vénérable vieillard, quoique un peu voûté, s'avança vers moi d'un pas traînant. Si sa belle tête expressive me frappa d'emblée par sa ressemblance avec celle d'Anatole FRANCE, je dois avouer que je trouvai l'accoutrement pour le moins inattendu : une veste de drap épais, des culottes courtes, des molletières mal ajustées, de gros brodequins campagnards et, chose bizarre pour la saison, le chef couvert d'un canotier plus que défraîchi, d'une teinte indéfinissable... FOREL me tend la main gauche et, tout en excusant son bégayement, suite de son attaque d'apoplexie qui lui avait paralysé le côté droit, il me souhaite la bienvenue. Dans le même souffle, il demande : « Ainsi, vous connaissez le P. WASMANN ! Mais dites-moi,



partagez-vous aussi ses idées ? » A ma réponse négative, il me tend de nouveau la main en s'écriant : « Alors soyez doublement le bienvenu ! »

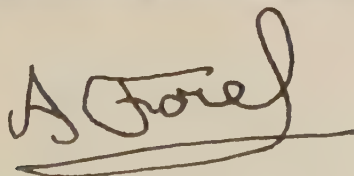


Fig. 2. — Photographie faite vers 1920. (Signature de la main gauche.)

Pendant que nous remontions la côte, FOREL me raconte qu'il a tenu à m'accueillir à la gare et qu'il a même pour cela interrompu sa sieste

habituelle. Ce simple geste de la part d'un savant, comme FOREL, à l'égard d'un blanc-bec inconnu, cela vous dépeint déjà le caractère et j'en fus extrêmement touché. Mais il n'accepta nullement ma confusion par les paroles significatives : « Pas de compliments surtout ; je n'aime pas ça ! » La brusque interruption de son somme digestif me fit comprendre l'accoutrement désordonné, mais j'apprenais dans la suite que FOREL n'attachait aucune importance aux apparences vestimentaires ou autres choses périssables de ce monde et que sa vie avait la stricte simplicité des Spartiates. Je passai quinze jours délicieux et inoubliables à la « Fourmilière » d'Yvorne, pendant lesquels je vis FOREL à l'œuvre, entouré de l'affection des siens, notamment de son épouse, une femme d'élite, pleine de bonté et de prévenance, qui dirigeait la vaste maison avec un soin, une gentillesse et un tact admirables.

FOREL occupait trois pièces communicantes au premier étage, dont la plus grande, aux murs garnis de livres, lui servait de chambre de travail. C'est ici qu'il réglait son abondant courrier, en ce moment essentiellement d'ordre humanitaire et pacifiste. Les deux autres pièces contenaient des armoires avec ses collections de Fourmis ou d'Insectes, ainsi que des piles de tirés à part de ses publications. Il m'y installa tout de suite, et, en ouvrant ces armoires, il me dit simplement : « Tenez, choisissez là dedans, et prenez tout ce qui vous plaira. »

Je m'y employais pendant une partie des journées et lorsque, deux semaines plus tard, je quittai la « Fourmilière », je pus emporter une collection d'environ 1 500 espèces de Fourmis, la plupart des cotypes, ainsi qu'un lourd paquet de tirés à part. Mais j'emportai quelque chose d'infiniment plus précieux et qui comptera désormais dans ma vie : l'enseignement d'un grand savant et les leçons d'une vie exemplaire.

En 1917, FOREL approchait de sa soixante-dixième année. Malgré l'âge, malgré ses infirmités d'hémiplégique, il travaillait encore du matin au soir et ses journées étaient soigneusement réglées. « Ah ! qu'il est loin, aimait-il à dire, le beau temps où je pouvais travailler seize heures — et même plus — par jour sans défaillir ! Dès l'âge de vingt ans, je faisais ainsi, et cela continuellement jusqu'en 1912, année qui me valut cette stupide attaque d'apoplexie. Maintenant je ne suis plus qu'une loque humaine. »

Se levant de bon matin, FOREL commençait sa journée par une heure de travail physique au jardin. Quand il n'y avait rien d'utile à faire, il se contentait de transporter, dans une hotte, un tas de pierres, d'un coin du jardin à l'autre, mais l'exercice physique matinal était de rigueur. Le reste de la journée était rempli par des travaux intellectuels. Les repas étaient sains et simples, et toute la maisonnée, domestiques compris, y participait à la même grande table. Depuis son attaque, FOREL s'était imposé un régime sévère et surveillait sa nourriture, en pesant lui-même ses divers aliments sur une balance placée près de son assiette. En guise de viande, il ne prenait que du fromage. Pour découper les mets, il s'était fait faire une fourchette munie d'un couteau pivotant entre les dents de

l'engin qu'il maniait de la main gauche valide. Inutile de dire que toute boisson alcoolique était bannie de la maison.

Que FOREL, le zéléateur de l'anti-alcoolisme, ne comptât guère d'amis parmi les vigneronns suisses, inutile de le dire. Il se plaisait à évoquer ses luttes héroïques en faveur de l'abstinence éthylique. Quand l'apôtre de l'anti-alcoolisme est venu s'installer au centre des célèbres vignobles vaudois, il devint naturellement l'objet d'innombrables plaisanteries. Aussi, quelle révolte dans tout le canton — il me l'a conté — lorsqu'en s'y établissant il arracha les ceps d'un petit vignoble, situé devant sa maison et qu'il avait acquis avec l'intention d'en faire un jardin potager ! Il faut dire que le vin d'Yvorne compte parmi les meilleurs crus de la Suisse. Mais FOREL n'y prit garde, il obtint son jardin et l'orage passa... non sans gronder en sourdine cependant, et les villageois, qui ont la rancune tenace, se réservaient leurs revanches. J'eus l'occasion d'être le témoin amusé de l'une d'elles. Mon séjour à Yvorne coïncidait justement avec le referendum populaire, où chaque citoyen suisse avait à se prononcer pour ou contre les impôts progressifs. Pour FOREL, ce genre d'imposition nouvelle constituait un progrès social et il désirait en convaincre aussi ses covillageois. Il m'invita à l'accompagner dans sa tournée de propagande. Nous voilà en route, allant de maison en maison : mais FOREL avait beau déployer tous ses talents de persuasion, il ne rencontra qu'une sourde et méfiante résistance auprès des vigneronns, qui avaient pourtant tout intérêt à adopter la nouvelle loi. Si elle fut quand même votée en Suisse, c'est certainement sans l'assentiment des vigneronns d'Yvorne.

Comme c'est le cas pour beaucoup de travailleurs intellectuels, FOREL devenait particulièrement actif vers le soir. En tout cas, c'est alors qu'il se montrait le plus communicatif. Aussi me rappellerai-je avec un plaisir chaque fois renouvelé ces veillées parfois prolongées, où le vénérable maître m'ouvrait les trésors de son immense savoir et me faisait profiter de son incomparable expérience. Se replongeant dans ses souvenirs, il retrouvait alors une bonne partie de sa célèbre verve de jadis, de cet esprit lumineux, ironique et parfois caustique qui lui était propre. Heures sublimes, à vrai dire, où je devenais le confident passager, mais combien ébloui, de sa vie, de ses appréhensions comme de ses espérances.

Naturellement, les Fourmis et les sciences naturelles formaient le plus clair de nos entretiens. FOREL me raconta son enfance, passée à Morges, où, sous la protection de son oncle paternel, Alexis FOREL, il s'initia à l'étude des Fourmis et d'autres Insectes. A partir de douze ans, il commença à noter ses observations dans des cahiers. Beaucoup d'entre elles lui demeuraient incompréhensibles, jusqu'au moment où la lumière se fit à la lecture d'un livre dont sa grand'mère lui avait fait cadeau et qu'elle-même avait reçu en hommage de l'auteur : il s'agit des *Recherches sur les mœurs des Fourmis indigènes*, par le Genevois Pierre HUBER. FOREL avait douze ans lorsqu'il découvrit le brigandage de la petite

Fourmi voleuse *Solenopsis fugax*, qui vit à l'intérieur d'autres fourmières. Ce n'est qu'à vingt ans, en 1869, qu'il publia ces observations. Ce fut sa première publication myrmécologique et elle attira déjà l'attention des naturalistes suisses sur le jeune étudiant. Elle lui valut en partie, de la part du botaniste-entomologiste zurichois O. HEER, l'invitation d'écrire un livre sur les *Fourmis de la Suisse*, que FOREL publia en 1874 et qui obtint le prix Schläfli (800 francs suisses) de la Société des Naturalistes suisses. L'Académie des Sciences de Paris couronna à son tour cet ouvrage désormais classique en lui attribuant le prix Thore. Mais ce dont FOREL était le plus fier, c'est la lettre élogieuse que Charles DARWIN lui écrivit à ce sujet. Il me montra cette précieuse lettre avec un véritable respect religieux. FOREL me parla aussi longuement de ses innombrables voyages d'explorateur ou de conférencier, qui le menaient dans presque tous les pays d'Europe, en Afrique du Nord, en Colombie, aux États-Unis, au Canada, aux Antilles et desquels il rapportait toujours un riche butin myrmécologique. Il était, pendant une cinquantaine d'années, de presque tous les congrès de zoologie, de médecine, de psychiatrie, et même de droit pénal, où ses interventions spirituelles et fougueuses étaient fort appréciées. Protagoniste convaincu de l'antialcoolisme et du relèvement moral de l'homme, il a introduit en Suisse l'Ordre neutre des Bons-Templiers, d'inspiration maçonnique, et qu'il élargit en organisation internationale. Il en fut de même pour la Ligue d'action morale, transformée en Ordre international pour la culture et la morale. Partout où il allait, il se dépensa pour créer des groupes locaux de ces organisations philanthropiques. Ses convictions philosophiques procédaient d'un monisme panthéiste ; il occupait souvent les tribunes de l'association moniste allemande, ainsi que celles de la société des naturalistes allemands *Kosmos*. S'il y parlait souvent des Fourmis, ses conférences traitaient la plupart du temps des sujets plus généraux, comme l'hygiène mentale, l'eugénisme, la question sexuelle, la psychologie normale et anormale de l'homme, la mémoire et son entraînement, l'hypnotisme et les phénomènes de suggestion. Il s'évertua aussi à propager la théorie psychobiologique de R. SEMON (la Mnème), dont il était devenu l'un des partisans les plus actifs et les plus écoutés.

Lors de nos veillées, FOREL m'a longuement entretenu de tout cela, et il me fit même un véritable cours de psychologie humaine et comparée. Ce qui me passionnait naturellement le plus, c'était le récit de ses expériences sur l'hypnotisme, dont il avait appris la technique chez le professeur BERNHEIM, de Nancy. Quelques-unes de ses réussites particulièrement brillantes sont restées présentes à ma mémoire, comme ce cas de guérison d'une amnésie totale, où, par des séances savamment dosées d'hypnotisme, il avait réussi à faire émerger du subconscient d'un malade, fragment par fragment, les diverses phases d'un passé totalement oublié. Ou encore cet autre cas où il avait sauvé la vie d'un nouveau-né d'une femme démente, enceinte, isolée dans une cellule de son asile d'aliénés,



en donnant l'ordre à la garde de nuit, hypnotisée à cet effet, de se réveiller à l'approche de la naissance (1).

Où l'humour sarcastique de FOREL devenait intarissable, c'est lorsqu'il parlait des tares mentales chez certains notables d'Europe, qui, attirés par la renommée du médecin, étaient venus le consulter en grand nombre. Il évoquait, avec émotion, le cas tragique de son professeur munichois, GUDDEN, que le roi dément Louis II de Bavière avait entraîné dans la mort sur le lac de Starnberg. Il n'était pas tendre pour les « aristocrates » de ce monde, chez lesquels il avait constaté tant de tares, causées par des mariages consanguins et l'alcool. (FOREL a toujours insisté sur l'action toxique exercée par l'alcool et les narcotiques sur les glandes sexuelles, action qu'il avait baptisée de blastophorie.) De tout cela, FOREL me parla avec feu, abondance et discrétion. Mais ce qui le préoccupait le plus, en 1917, c'était évidemment la guerre mondiale. Résolument pacifiste, il était vraiment « au-dessus de la mêlée », tirant une gloire de ce qu'on le traitait en Allemagne de francophile (*Französling*) et, en France, de « boche ». « Et dire, ajouta-t-il, qu'en 1870 je fus médecin volontaire sur les champs de bataille en France. »

Mais revenons aux Fourmis. Pendant mon séjour à Yverne, nous fîmes une excursion myrmécologique dans le Valais, où FOREL désirait retrouver, avec ses souvenirs, la rare Fourmi esclavagiste, *Strongylognathus huberi*, qu'il y avait découverte une cinquantaine d'années avant. Le voyage durait deux jours. Nous logions dans une petite auberge à Fully, et occupions une mansarde commune. Nous parcourions toute la région, et FOREL, s'asseyant sur quelque talus ou tronc d'arbre, dirigeait mes recherches, qui demeuraient malheureusement infructueuses, du moins en ce qui concerne le rare myrmécobionte. Notre récolte fut d'ailleurs plutôt médiocre, la saison étant sans doute encore trop peu avancée. Mais le changement de la faune myrmécologique dans la vallée supérieure du Rhône fut frappant. Le bénéfice le plus net de cette excursion fut, évidemment, l'enseignement direct que me prodigua FOREL, qui me faisait, une fois de plus, partager son enthousiasme pour les choses de la nature. Ici aussi, les veillées furent longues et fructueuses, et je pus ensuite me rendre compte combien FOREL avait le sommeil prompt, profond et sonore.

Un autre jour, je l'accompagnai à Leysin, où un groupe de prisonniers de guerre français l'avaient invité à faire une causerie sur les Fourmis. Mon rôle se borna à transporter des pièces de démonstration, quelques nids de Fourmis, des tableaux, etc. FOREL fit sa causerie devant une vingtaine d'auditeurs attentifs et reconnaissants, dans une petite salle d'hôtel. Cependant, en raison de son bégayement, le débit fut assez pénible et FOREL fut le premier à s'en excuser. En redescendant, il s'écria mélancoliquement : « Quelle triste déchéance ! Dire que j'ai fait jadis des centaines de conférences, souvent devant des milliers d'auditeurs enthousiastes.

(1) On peut lire la description détaillée de ces cas dans le livre de Forel sur l'Hypnotisme.

Mais ne nous plaignons pas, plaignons plutôt les auditeurs d'aujourd'hui...  
*Sic transit gloria hominis.* »

Un soir aussi nous allions à Aigle, où se tenait une réunion hebdomadaire d'un petit groupe socialiste. FOREL y développa, devant quelques artisans et paysans, un programme d'action éducative. Qu'un homme comme lui soit devenu socialiste, rien d'étonnant. Son altruisme, sa générosité, son détachement de l'argent et son attachement aux humbles, tout l'y portait. FOREL est devenu socialiste parce qu'il croyait au progrès, parce que les hommes doivent être solidaires dans le travail pour le bien-être commun, parce qu'il voulait que tout être humain reste à l'abri de la misère, de l'ignorance, de la maladie et de la faim, parce qu'il croyait en la puissance de la coopération, de la justice et de la liberté. Mais le socialisme de FOREL s'inspirait surtout de l'exemple des républiques myrmécéennes, qui pratiquent avec tant de succès les vertus du travail commun et de l'entraide. Toutefois ce n'est qu'en 1916 que FOREL adhérerait officiellement au parti socialiste, qu'il désirait ardemment ennoblir. Il avait en horreur les dogmatiques, de quelque obéissance qu'ils fussent, et il avait placé très haut son idéal socialiste. Ne cessant de proclamer : *Le socialisme sera moral — ou il ne sera pas !* il trouvait déplacée l'attitude des fanatiques militants, qui veulent faire du bourgeois un homme chargé de tous les vices et du prolétaire l'idole ornée de toutes les vertus. Il a aussi montré la fausseté de l'antithèse : liberté ou socialisme ; la véritable opposition est entre le socialisme et la licence égoïste. FOREL n'apercevait pas seulement la nécessité des réformes à entreprendre, mais il s'employait sans cesse à les réaliser, par ses écrits, par ses conférences, par son action personnelle d'homme à homme et, surtout, par l'exemple de sa propre vie.

Car, il faut bien le dire, bien que sa renommée universelle de médecin aliéniste eût pu lui valoir la richesse, malgré les revenus que pouvait lui apporter son activité littéraire, FOREL est toujours resté pauvre, dépensant l'essentiel de ses ressources en œuvres humanitaires et caritatives.

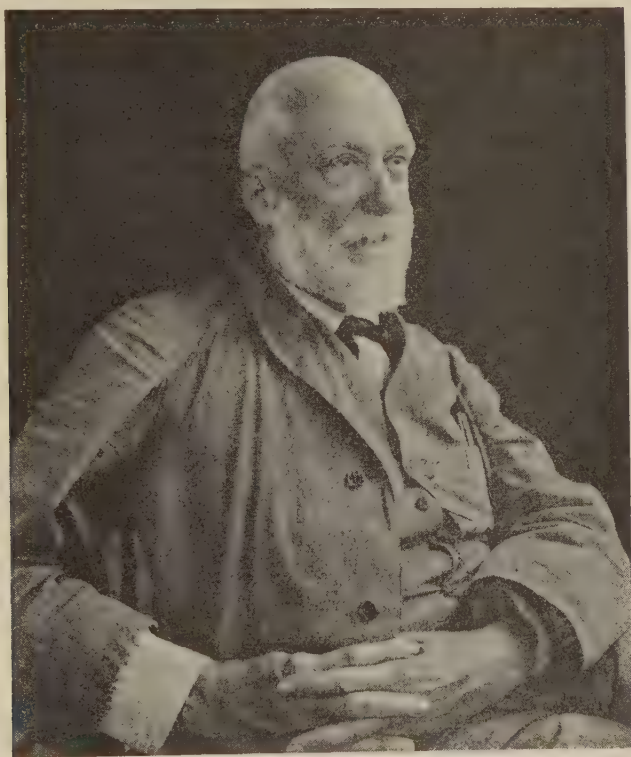
Pour compléter le portrait de cet idéaliste combatif, signalons encore quelques traits. Son entraînant gaité d'abord. Son tempérament vif et primesautier, sa franchise et sa modestie ensuite qui l'amenaient à d'impitoyables autocritiques. La musique et la peinture ne l'intéressaient pas, et il ne trouvait aucun plaisir à son portrait par le peintre O. KOKOSCHKA (1). Par contre, il aimait la lecture, et sa culture était essentiellement latine. Ses auteurs préférés étaient MOLIERE, RABELAIS, LA FONTAINE, PASCAL, DAUDET, mais aussi GÖTTE et CERVANTES. Il goûtait particulièrement les œuvres de TÖPFFER et les écrits de son ami vaudois Eugène RAMBERT (auteur du charmant *La Marmotte au collier*).

Comme tous les vrais grands hommes, FOREL ne perdait rien à être connu de près, malgré l'intransigeance de ses convictions et la franchise parfois exagérée de ses jugements. Travailleur acharné, il détestait toujours les paresseux, pour lesquels il avait un suprême mépris : « Quiconque

(1) Comparer les fig. 3 et 4 (photo et tableau).

cesse de travailler et de lutter n'est plus digne de vivre. » Un autre trait dominant était son culte de la vérité...

Quelle chance inouïe pour moi d'avoir pu approcher un homme comme FOREL. Aussi on comprendra que ce n'est qu'à regrets que je quittai la « Fourmilière », qui m'a valu un durable enrichissement intellectuel et moral. D'avoir connu FOREL, avoir eu le privilège de pénétrer un peu dans son intimité, de partager tant soit peu ses joies et ses tristesses, restera l'un des



*Auguste Forel*

Fig. 3. — Photographie faite vers 1910. (Signature avant l'attaque d'apoplexie.)

plus beaux ornements et l'une des plus pures satisfactions de ma vie. Je n'épuiserai jamais ce que son souvenir évoque en moi de noble et de radieux, et, si, aux heures graves ou amères, j'ai besoin de croire — et de croire malgré tout — à la noblesse humaine, c'est sur son visage que je la cherche. C'est vers son image que je me tournerai pour demander un réconfort.

Comme il existe un nombre suffisant de biographies, facilement accessibles, sur A. FOREL, nous pouvons nous borner à rappeler ici les phases principales de sa vie.

Auguste FOREL est né à Morges, près de Lausanne, le 1<sup>er</sup> septembre 1848. Son père, d'une vieille famille aisée vaudoise, était géomètre et gen-



tilhomme campagnard. Sa mère, une Française, venait de Dieulefit (Montélimar). De son père, il tenait la constitution physique, l'esprit combatif et frondeur ; de sa mère, les qualités de cœur, la sensibilité et l'intelligence supérieure. Son intérêt pour l'entomologie se manifestait très tôt, mais aussi son exceptionnelle précocité d'esprit, qui fit qu'à l'âge de quinze ans il rompit avec les croyances religieuses. Après ses études secondaires, passées à Lausanne, il s'orienta vers la médecine et fit ses études médicales à Zurich, entre 1866 et 1871. De 1873 à 1878, nous voyons FOREL assistant du professeur et médecin-aliéniste GUDDEN à Munich, où il s'habilita comme privat-docent à l'université. En 1879, il fut nommé directeur de l'asile cantonal des aliénés au Burghölzli et en même temps professeur de psychiatrie à l'université de Zurich. Il occupait ces fonctions pendant vingt ans, faisant de son asile une institution modèle. Il y introduisait de nombreuses réformes dans le traitement des aliénés, qui firent école. C'est ici qu'il saisit sur le vif l'influence nocive de l'alcool et qu'il commença son inlassable campagne en faveur de l'anti-alcoolisme. Il créa, entre autres, la maison de désintoxication éthylique d'Ellikon. Constamment, il élargissait son domaine d'action ; il réussit non seulement à améliorer la législation sur les malades mentaux mais aussi à introduire la psychiatrie comme branche obligatoire dans les études médicales en Suisse. Il fut l'un des premiers à se servir de l'hypnotisme dans les traitements médicaux et publia de nombreuses études sur ce sujet. L'anatomie du cerveau humain devint une de ses spécialités qu'il avait commencé à étudier chez le professeur MEYNERT, de Vienne. Comme assistant du professeur GUDDEN, à Munich, il avait perfectionné le microtome de façon à obtenir des coupes entières de cerveau. Entre autres, il découvrit l'origine des nerfs acoustiques dans le cerveau et, avec HIS, il fut l'un des instigateurs de la théorie des neurones. Avec tout cela, il ne négligeait pas ses chères Fourmis. L'ouvrage qui consacrait sa renommée universelle était sa célèbre *Question sexuelle*, parue en 1905, traduite bientôt en seize langues, et dont plus de 120 000 exemplaires propageaient ses idées réformatrices sur cet épineux problème. De toutes les parties d'Europe affluaient les malades, les anormaux et les déréglés. Débordé par toutes ses activités et désirant recouvrer son indépendance, il abandonna en 1898 le professorat et la direction du Burghölzli, pour se consacrer davantage à ses œuvres humanitaires et à ses travaux myrmécologiques. Il s'établit à Chigny, près de Morges et, en 1907, il transféra son domicile à Yverne, en baptisant sa nouvelle maison *La Fourmilière*, où il continuait à recevoir, en nombre restreint, des malades comme pensionnaires. Dans toutes ces besognes absorbantes, il était constamment aidé par son épouse, une compagne idéale, née Emma Steinheil, fille d'un ingénieur-opticien et entomologiste munichois.

En 1912, une attaque d'apoplexie le terrassa et depuis lors il dut, bien malgré lui, ralentir le train excessif de ses activités. Ses soixante, soixante-dixième et quatre-vingtième anniversaires furent l'occasion de manifestations publiques en son honneur, bien contre son gré, d'ailleurs. Mais



il avait beau protester, la reconnaissance du monde scientifique, médical, et des milliers d'hommes qui le vénéraient, devait bien se manifester. A l'occasion de son soixantième anniversaire, le journal (allemand) de psychologie et de neurologie, qu'il avait fondé, publia un épais volume en son honneur, auquel collaboraient des autorités du monde entier (comme myrmécologues e. a. WHEELER, BUGNION et SANTSCHI).

FOREL n'a jamais fait état des distinctions honorifiques dont il fut

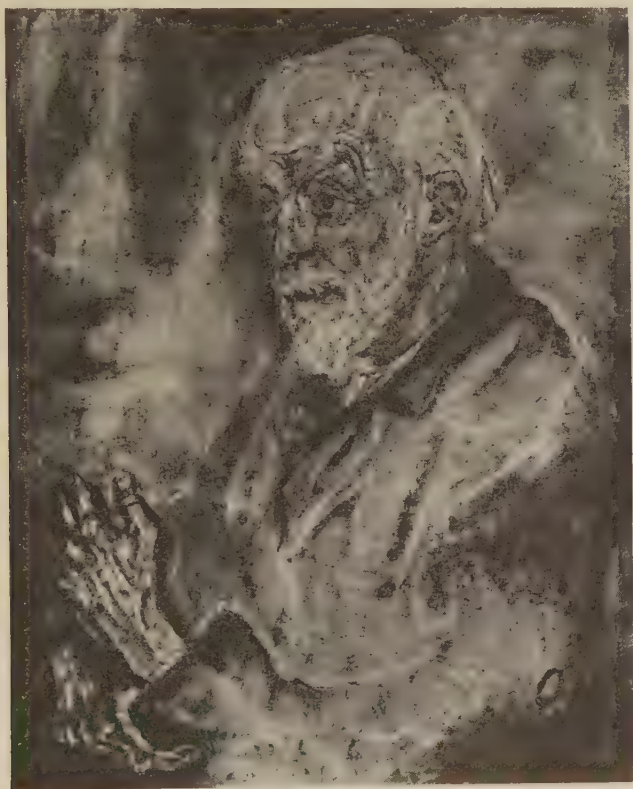


Fig. 4. — Auguste Forel. (Portrait à l'huile, peint par l'artiste autrichien O. Kokoschka en 1911.)

l'objet ; signalons toutefois que l'Université de Zurich lui décerna le titre de docteur phil. h. c., et la Clark University américaine celui de docteur en droit h. c. (cette dernière distinction en raison de ses travaux sur la responsabilité limitée des aliénés en droit pénal).

La guerre de 1914-1919 porta un coup terrible à son idéal humanitaire, mais il ne désespéra pas et redoubla ses efforts en vue du rapprochement des peuples. En 1921, FOREL adhéra à la religion supra-confessionnelle du Baha'i, après s'être informé qu'un moniste comme lui pouvait y être admis. En 1922, il céda ses collections de Fourmis au musée de Genève. Petit à petit ses forces l'abandonnaient, et ce ne fut qu'avec une profonde émotion que je revis l'octogénaire en 1928. FOREL s'éteignit doucement

le 27 juillet 1931, à l'âge de quatre-vingt-trois ans. Mais auparavant il avait soigneusement réglé toutes ses affaires, et jusqu'à sa lettre testamentaire, que son fils Oscar lut à la famille assemblée, pendant que se consumait le corps du grand savant au four crématoire.

L'activité myrmécologique de FOREL, qui ne fait qu'une fraction de son œuvre, demeure l'un des monuments de l'entomologie. Il a, à lui seul, décrit environ 3 500 espèces ou formes nouvelles, de Fourmis — la moitié des espèces actuellement connues. La science lui doit d'importantes connaissances sur la distribution géographique, la phylogenèse et la systématique des Fourmis. Il a étudié l'anatomie et l'histologie des ganglions cérébraux de ces Insectes, ainsi que leurs appareils vénéfiques, les glandes anales, les organes sensoriels des antennes, l'appareil digestif. Il a précisé le rôle « social » du gésier des Fourmis. Ses recherches éthologiques portaient sur l'organisation sociale des fourmilières, sur l'esclavagisme, sur la fondation des nouvelles colonies, etc. Sa théorie du « sens topochimique » est devenue célèbre ; on comprend par là l'extériorisation de l'odorat dans les antennes mobiles, ce qui permet à l'Insecte de combiner les sens olfactif et tactile et percevoir ainsi des « odeurs spatiales ». Cette théorie a reçu sa confirmation éclatante par les travaux de R. BRUN sur l'orientation des Fourmis. Mais je crois que la découverte qui a fait le plus de plaisir à FOREL est celle de la « parabiose », c'est-à-dire la vie pacifique en commun de plusieurs espèces de Fourmis, vivant en colonies contiguës, mais gardant chacune son autonomie et effectuant certains travaux en commun. Alors qu'on devait s'attendre à un état d'hostilité, de guerre entre ces Fourmis, voilà qu'elles vivent côte à côte, dans une harmonie parfaite. FOREL ne manqua pas de proposer à l'Homme cet exemple et à préconiser la création de parabioses pacifiques entre nations.

Nous devons nous borner à ce bref aperçu, qui ne traduit que très imparfaitement l'ampleur et la richesse de l'œuvre myrmécologique forelienne et qui ne rend qu'une image insuffisante de la valeur et la précision des observations et des descriptions, comme de l'originalité des idées y développées. Ses travaux sur les Fourmis comprennent environ 250 publications. Et que dire si l'on pense que c'est là le résultat d'études poursuivies dans ses heures de loisir ? Car, pour importante et décisive qu'elle soit, cette œuvre myrmécologique se trouve largement dépassée par les autres activités de FOREL, où s'entre-croisent, en se fécondant mutuellement, les disciplines biologique, psychologique, psychiatrique et médicale, le tout couronné par de nobles aspirations humanitaires. L'ensemble de l'activité littéraire de FOREL comprend un bon millier de livres, brochures, articles de revues, sans compter les articles de journaux d'ordre secondaire. Et à côté des conférences par centaines. Tout cela représente une somme de travail et d'efforts qu'il semble difficile de faire tenir dans une seule vie d'homme et devant laquelle on n'a qu'à s'incliner très bas, avec respect et admiration.

Mais quelle est donc la clef de cette vie prodigieuse ?

FOREL nous l'a donnée lui-même : *Labor improbus omnia vincit !*

## QUELQUES OUVRAGES DE FOREL

1869. Observations sur les mœurs du *Solenopsis fugax* (*Mitt. Schweiz. entom. Gesellsch.*).  
 1874. Les Fourmis de la Suisse (*Mém. soc. helvét. des sc. nat.*, 2<sup>e</sup> éd., 1920).  
 1878. Der Giftapparat und die Analdrüsen der Ameisen (*Zeitschr. f. wissensch. Zoolog.*, Bd. XXX).  
 1886. Études myrmécologiques (odorat topochemique) (*Ann. Soc. ent. belge*, t. XXX, nov.).  
 1891. Les formicides de Madagascar (*Vol. XX de Grandier*, Paris, Imp. nat.).  
 1892-1901. Les formicides des Indes et de Ceylan (*Journ. Bombay Nat. Hist. Soc.*, Parts I-XIII).  
 1892. La parabiose chez les Fourmis (*Bull. Soc. vaud. sc. nat.*, XXXIV, p. 380).  
 1905. Naturwissenschaft oder Köhlerglaube (polémique contre WASMANN) (*Biol. Zentralbl.*, XXV, n° 14).  
 1910. Formicides australiens (*Rev. suisse de zoologie*).  
 1910. Aperçu sur la distrib. géogr. et la phylogénie des Fourmis (*Congrès intern. d'entomol.*).  
 1915. Australische Ameisen v. D. E. Mjöberg (*Arkiv för Zoolog.*, IX, n° 16).  
 1915. Die Ameisen der Schweiz.  
 1921-1923. Le monde social des Fourmis, 5 tomes (*Kundig*, Genève).
1872. Beiträge zur Kenntn. des *Talamus opticus* (*Sitzungsber. der K. Akad. der Wissensch.*, Vienne).  
 1889. Der Hypnotismus (*Stuttgart*, Euke, 12<sup>e</sup> éd. 1923).  
 1892. Die staatl. Regulierung der Prostitution (*Vlg. Tienken*).  
 1893. Zum Entwurf eines schweiz. Irrengesetzes (*Ztsch. f. schweiz. Strafrecht*).  
 1894. Gehirn und Seele (13<sup>e</sup> éd., 1921).  
 1903. Hygiene der Nerven und des Geistes (*Stuttgart*, 7<sup>e</sup> éd., 1911).  
 1905. Die sexuelle Frage (Münster, 14<sup>e</sup> éd.).  
 1907. Gesammelte hirnanatom. Abhandl. (Münster).  
 1908. Leben und Tod (München).  
 1910. Kulturbestrebungen der Gegenwart (München).  
 1913-1914. Les États Unis de la terre (Lausanne, trad. allem., München).  
 1916. Assez détruit, rebâtissons (Lausanne).  
 1924. Philosophie populaire (Saumur).  
 1925. Le vrai socialisme de l'avenir (Lausanne).



(Ex-libris dessiné par C. Emery).





## NOUVELLES DE L'UNION

---

### SYMPOSIUM DE WURSBURG

Lors de la réunion du Comité Directeur de Copenhague, au mois d'août 1953, M. le professeur GÖSSWALD avait eu l'amabilité de proposer, au nom de la section allemande, que le prochain symposium international de l'U. I. E. I. S. se tienne à Würzburg, au cours de l'été 1954.

Cette proposition avait été adoptée par l'ensemble des Présidents de sections présents à la réunion.

Depuis, le Secrétariat s'est efforcé de concilier les intérêts de tous pour que ce symposium puisse effectivement se tenir. Actuellement, en accord avec M. le professeur GÖSSWALD, la date du symposium a été fixée au début du mois d'avril 1955.

Tous les membres de l'Union inscrits au fichier central de Paris ont reçu récemment, ou vont recevoir prochainement, un questionnaire relatif à ce symposium. Le Secrétaire serait reconnaissant à tous de bien vouloir y répondre le plus tôt possible. Il est important, pour l'organisation du travail matériel, de connaître dès maintenant, avec le plus de précisions possible, le nombre des participants et leurs projets.

Sans doute est-il difficile, pour tous ceux qui veulent faire une communication, de donner, dès maintenant, un titre exact, mais nous aimerions en connaître le sujet et l'ampleur, si possible, afin de définir un certain nombre de centres d'intérêt et de prévoir l'enchaînement des communications.

Au début de l'année 1955, et en fonction des réponses qui nous seront parvenues, nous pensons pouvoir adresser aux membres de l'U. I. E. I. S. un programme définitif comportant toutes les indications nécessaires. De la bonne volonté de chacun dépend la réussite de l'œuvre commune.

*Le secrétaire : G. RICHARD.*

---

## TRAVAUX PUBLIÉS PAR DES MEMBRES DE L'UNION

- KALSHOVEN (L. G. E.). — 1924. **De djatitermiet (*Kaloterme tectonæ*)**. In : **Iets over het onderzoek van schadelijke bosch-en houtinsecten** (The teak-termite, *Kaloterme tectonæ*, in : Note on the research on timber-and wood-destroying Insects) (*Tectona*, 17, 1136-1137). — 1927. **Korte mededeelingen over het onderzoek van de inger-inger-ziekte bij djati, veroorzaakt door *Kaloterme tectonæ*** (Short notes concerning the investigations on the "inger-inger"-disease of teak, caused by *Kaloterme tectonæ*) (*Tectona*, 20, 583-589). — 1928. **Verdere mededeelingen over het onderzoek van de rangas-of inger-inger ziekte bij djati** (= Additional results of the investigation on the "rangas" or "inger-inger" disease of teak) (*Tectona*, 21, 397-419). — 1930. **De biologie van de djatitermiet (*Kaloterme tectonæ*) Damm.** in verband met zijn bestrijding, 154 p., 20 pl. with 53 fig., 16 tables. *Summary*: Bionomics of *Kaloterme tectonæ* Damm as a base for its control. 17 p.—Thesis presented to the Agricultural University at Wageningen, Holland; also published as Meded. Inst. Plantenziekten No. 76, Buitenzorg, Java (Through the care of Prof. S. Light a translation of the whole paper into English has been made at Berkeley, Cal., U. S. A.). — 1931 a. **Hedendaagsch onderzoek over termieten** (Note on present day work in termitology, at 7th. meeting of section Neth. E. Ind. of the Ned. Ent. Ver., Buitenzorg, Sept. 30) [*Versl. Verg. Afd. Ned. O. Ind. o. t. Ned. Ent. Ver.*, 1 (1), 16-18]. — 1931 **Beschaadiging van telefoonkabels door *Coptotermes*** (Note on the piercing of leaden sheaths of telephone cables by *Copt.*; at 8th. meet. sect. N. E. I. o. t. N. E. V., Buitenzorg, Nov. 1930) [*Idem* (2), 34-35]. — 1931 c. **Bewoners van cartonnest van *Nasutitermes*** (Note on inhabitants of *Nasutitermes* nest: a bird, *Allecula* larvæ and *Reduviidæ*; at 9th. meet. sect. N. E. I. o. t. N. E. V., Buitenzorg, Jan. 1931) (*Idem*, 46-47). — 1933. **Problems of forest entomology in the Netherlands East Indies** [*V<sup>e</sup> Congrès Intern. d'Entomol.*, Paris, 1932, p. 801 (p. 802-803 : Note on *Kaloterme tectonæ*)]. — 1933. **Mededeeling over termieten** (Note on swarming of *Macrotermes* in the early morning and on *Alcedo* nesting in *Nasutitermes* nests, at 15th. meeting sect. N. E. I. o. t. N. E. V. Buitenzorg, Juli 1932) [*Idem* (4), 130]. — 1934. **Note on *Capritermes* spp.** (in English; at 16th. Meet. Sect. N. E. I. o. t. N. E. V., Buitenzorg, April 1933) [*Idem* (5), 154-155]. — 1935. **Een termieten kolonie op een varend schip.** (A termite colony a board a sailing freighter) [*De Tropische Natuur* (Batavia, Java), 24, 176]. — 1935. **Gegevens over *Schedorhinotermes javanicus* Kemner** (With summary in English) [*Entom. Med. N. Ind. Ned. Ind.*, 1 (1), 21-22]. — 1935. ***Lacessititermes batavus* Kemner** (Exhibition of nest at the 2nd. meeting of the Ned. Ind. Entom. Ver. Buitenzorg) [*Entom. Med. N. Ind.*, 1 (2), 28]. — 1936. ***Macrotermes gilvus* Hagen** (Note and exhibition at the 4th. meeting of the Nederl. Ind. Entom. Ver.) [*Entomol. Meded. v. Ned. Ind.*, 2 (1), 2]. — 1936. **Termieten** (Notes on a dipterous parasite, mixed colonies, and structure of mounds, of *Macrotermes gilvus* at the 7th. meeting N. I. Ent. Ver.) [*Idem*, 2 (4), 50]. — 1936. **Onze kennis van de Javaanse termieten** [*Handel. 7de. Ned. Ind. Natuurwet. Congres, Batavia*, 427-434 (3 fig.)] (with summary in English: Our present knowledge concerning Javanese termites). — 1936. ***Odontotermes*** (Note and exhibition at the 8th. meeting of the Nederl. Ind. Entom. Ver.) [*Entom. Meded. v. Ned. Indie*, 2 (4), 52]. — 1937. **Termieten** (Note ou nocturnal feeding of *Macrotermes* on dead leaves; at 15th. meeting of o. t. Neth. Ind. Ent. Ver.) [*Ent. Med. Ned. Ind.*, 4 (3-4), 35]. — 1938. **Weiteres über das Benehmen der *Misotermes abdominal* Larven und der *Myiagenen*** (*Appendix zu Schmitz' „Misotermes exenterans“* ng. n. sp., eine parasitische Fliege aus der Familie der Phoridae, welke

die Entstehung myiagener Soldaten bei *Macrotermes gilvus* Hag. in Java verursacht [Treubia, 16 (3), 395-397]. — 1939. **Phasen van ontwikkeling bij de nestvormen en bouwwijzen van de Ned. Indische termieten** (Phases in the evolution of the nest-forms and methods of construction of the termites of the Neth. East Indies). (*Hand. 27ste. Nederl. Natuur-en Geneesk. Congres. Nijmegen*). — 1941. **Groundplans of termite nests** [*Entom. Meded. Ned. Indie*, 7 (2), 30-34]. — 1941. **Invloed van de locale macroscopische fauna en met name van de termieten op de vruchtbaarheid van de bodem** (= Influence of the macroscopic fauna, and of termites in particular, on soil fertility) [*Landbouw* (Agricultural journal, Buitenzorg, Java), 17, 102]. — 1950. **Isoptera** [Chapter in *De plagen van de cultuurgewassen in Indonesie*, 1, 146-177, 17 fig. (in dutch)]. — 1952. **Survival of *Neotermes* colonies in infested teak trunks after girdling or felling of the trees** (I. Tectona, 42 : 1, and Communication of the Forest Research Institute Bogor, Indonesia, Nr. 35). — 1952. **Observations on the attractiveness of certain materials for termites** (*Entom. Berichten*, 14, 188). — 1931. **Mieren als vijanden van *Kalotermes*-kolonies** (= Ants as enemies of *Kalotermes*-colonies) [S. 40 in: *De Biologie van de Djatitermiet*, p. 105-109 (p. 126 in summary)]. — 1935. **Crematogaster-nest**. Exhibition at meeting [*Ent. Med. Ned. Ind.*, 1 (1): 7-8]. — 1937. **Verdere aantekeningen over de huismier *Monomorium destructor* Jerd** (With summary in English) (*Ent. Med. Ned. Ind.*, 3 (4), 65-71). — 1951. ***Formicoidea*** (Chapter in: *De Plagen van de Cultuurgewassen in Indonesie*, 2, 932-955).

1951. HARRIS (W. V.). — **Further records of East African Termites** [*Proc. R. Ent. Soc. Lond. (B)*, 20, 25-18].

Seven species of termites are recorded, of which one is described as a new species and three are new to the East African list. The genera *Pericapritermes* and *Crenitermes* are new to the area, and *Cryptotermes dudleyi* is an introduction from the Far East.

1953. HARRIS (W. V.). — **A Note on Termites from St. Helena** [*Proc. R. Ent. Soc. Lond. (A)*, 28, 13-14].

Records the presence on St. Helena of *Heterotermes platycephalus* from Australia and *Cryptotermes brevis* from Central America.

1953. HARRIS (W. V.). — **A new Termite from the Belgian Congo** (*Rev. Zool. Bot. Afr.*, 47, 261-262).

Description of *Microtermes pallidiventris* from Elizabethville.

1954. HARRIS (W. V.). — **Termites and Tropical Agriculture** (*Trop. Agric. Trinidad*, 31, 11-18).

A resume of the relationship between termites and agriculture in the tropics under three heads—destruction of buildings, damage to crops and influence on soil fertility. Termites attack crops in particular localities with sufficient regularity for them to be regarded as primary pests, and not simply scavengers of already moribund plants.

1952. ZAPPI RECORDATI (A.). — 1952. **Una nuova gabbietta a passaggio d'ape** (*Casale Monferrato, Unione Tip. Popolare*, 8, 1-16). — 1923. **Corso di Apicoltura** (Corso di perfezionamento agricolo per i maestri elementari della prov. di Bologna) (*Bologna, Tip. Commercio*, 60, 1-8). — 1924. **L'Ape e l'Apicoltura** (*Bologna, Tip. Commercio*, II + 220, 1-8). — 1925. **Statistica degli alveari esistenti in provincia di Bologna** (*Bologna, Tip. P. Neri*, 23, 1-16). — 1925. **Censimento degli alveari** (*Bologna, Tip. P. Neri*, 20, 1-8). — 1926. **I principali problemi dell' Apicoltura e il contributo della sperimentazione scientifica** (*Roma, Libr. Provveditorato Gen. dello Stato*, 17, 1-8). — 1928. **Aspetti d'apicoltura Pontina** (*Torino, Tip. Apicoltore Moderno*, 11, 1-8). — 1928. **Stato attuale dell'apicoltura in Italia e sue possibilità di sviluppo** (*Roma, Stabil. Tip. C. Colombo*, 8, 1-16). — 1928. **La " Braula Cæca "** (pulce o pidocchio delle api) (*Torino, Tip. Apicoltore Moderno*, 23, 1-8). — 1928. **Trattamenti insetticidi ed anti-parassitari in rapporto alla apicoltura** (*Roma, Stabil. Tip. C. Colombo*, 8, 1-16). —



1928. **Organisation des apiculteurs** (Torino, *Stabil. Grafico Moderno*, 31, 1-16). — 1928. **Traitements insecticides et antiparasitaires appliqués aux arbres fruitiers et dommages qu'ils peuvent causer à l'apiculture** (Torino, *Stabil. Grafico Moderno*, 11, 1-16). — 1928. **Apicoltura ed agricoltura** (Roma, *Tip. Terme*, 22, 1-16). — 1929. **Istituzioni apistiche e legislazione speciale per la apicoltura in Italia** (Roma, *Stabil. Tip. C. Colombo*, 8, 1-16). — 1929. **L'apicoltura nei riguardi della agricoltura e della economia agricola del nostro paese** (Genova, *Tip. Annuari Val*, 8, 1-8). — 1929. **Problèmes concernant l'Apiculture et l'Organisation des Apiculteurs** (Bukarest, *XIV<sup>e</sup> Congrès Inter. d'Agriculture*, 13, 1-16). — 1930. **Legislazione ed Organizzazione Apistica italiana** (Torino, *Lampografico*, 16, 1-32). — 1930. **Organizzazione degli Apicoltori e Legislazione apistica del nostro paese** (Roma, *Tip. La Romangrafica*, 33, 1-16). — 1930. **Relazione al I Congresso Nazionale della S. A. I. (Sezione Apicoltori Italiani)** (Roma, *Tip. La Romangrafica*, 18, 1-16). — 1931. **Commercio del Miele** (Trento, *Stabil. Arti Grafiche A. Scotton*, 21, 1-8). — 1931. **L'Apicoltura** (Milano, *G. Modiano*, 9, 1-8). — 1931. **L'Arnia e Principii dell'Apicoltura Moderna** (Piacenza, *Fed. Italiana Consorzi Agrari*, 40, 1-16). — 1931. **Apicoltura Pratica** (Roma, *Opera Naz. Combattenti*, 504, 1-6). — 1932. **Studi sulla Variabilità e l'Allevamento dell' Ape Mellifica L., con speciale riferimento alla lunghezza della tromba** (traduzione dal tedesco con presentazione) (Trento, *Stabil. Arti Grafiche A. Scotton*, III + 72, 1-8). — 1932. **L'Ordinamento dell'Alveare ed i lavori delle api** (Trento, *Stabil. Arti Grafiche A. Scotton*, 22, 1-16). — 1932. **Relazione al II<sup>e</sup> Congresso Nazionale della S. A. I. (Sezione Apicoltori Italiani)** (Trento, *Stabil. Arti Grafiche A. Scotton*, 22, 1-16). — 1932. **Partenogenesi e Determinazione del sesso nelle api** (Torino, *Tip. Barattini*, 10, 1-16). — 1932. **Organisation et Législation apicole Italienne** (Roma, *Ind. Tipogr. Imperia*, 20, 1-16). — 1932. **Traitements arsenicaux des arbres fruitiers et Apiculture** (Roma, *Tip. Fed. Italiana Consorzi Agrari*, 11, 1-16). — 1932. **La Sezione di Apicoltura del museo di Storia Naturale della Venezia Tridentina di Trento** (Trento, *Stabil. Arti Grafiche A. Scotton*, 7, 1-16). — 1933. **Organisation et Législation apicole Italienne** (altra edizione) (Parigi, 7, 1-8). — 1933. **Indici bibliografici delle malattie delle api** (Trento, *Stabil. Arti Grafiche A. Scotton*, 36, 1-16). — 1933. **Il „ Package-Bees ” Nell'apicoltura italiana** (Trento, *Stabil. Arti Grafiche A. Scotton*, 18, 1-16). — 1933. **Per il commercio e la difesa del miele nazionale** (Trento, *Stabil. Arti Grafiche A. Scotton*, 15, 1-16). — 1933. **Dall'alveare rustico al razionale** (Roma *Ramo Editoriale Agricoltori*, 42, 1-16). — 1933. **Relazione al III congresso Nazionale della S. A. I. (Sezione Apicoltori Italiani)** (Trento, *Stabil. Arti Grafiche A. Scotton*, 15, 1-16). — 1934. **Contributo allo studio della evoluzione e della morfologia dell'Acarapis Woodi** (traduzione dal francese) (Trento, *Stabil. Arti Grafiche A. Scotton*, 15, 1-16). — 1935. **Progetto-relazione per l'impianto e la gestione dell'apicoltura nelle aziende agrarie di Littoria** (Trento, *Stabil. Arti Grafiche A. Scotton*, 14, 1-16). — 1935. **Nuove gabbiette per la introduzione diretta delle api regine negli alveari** (Trento, *Stabil. Arti Grafiche A. Scotton*, 7, 1-16). — 1935. **Fiori, api e produzione agricola** (Firenze, *Tip. Ricci*, 9, 1-16). — 1935. **Storia dell'apicoltura italiana** (in collaborazione con il Rag. A. Venturelli) (Trento, *Stabil. Arti Grafiche A. Scotton*, 19, 1-16). — 1935. **Trattato completo di apicoltura** (traduzione dal francese con presentazione) (Trento, *Stabil. Arti Grafiche A. Scotton*, XIV + 545). — 1936. **Coordinamento della legislazione apistica internazionale** (Trento, *Stabil. Arti Grafiche A. Scotton*, 3, 1-16). — 1936. **Relazione al IV Congresso nazionale della S. A. I. (Sezione Apicoltori Italiani)** (Trento, *Tip. Editrice Esperia*, 12, 1-16). — 1936. **Produzione e commercio del miele in rapporto alla particolare situazione politico-economica** (Trento, *Tip. Editrice Esperia*, 8, 1-16). — 1936. **Apicoltura e Agricoltura** (Trento, *Stabil. Trentino Arti Grafiche*, 20, 1-16). — 1937. **Legislazione apistica** (in collaborazione con il Dott. M. Totero e il Rag. A. Venturelli) (Trento, *Stabil. Trentino Arti Grafiche*, 76, 1-16). — 1937. **Bibliografia apistica italiana** (Trento, *Stabil. Trentino Arti Grafiche*, 16, 1-16). — 1937. **L'apicoltura nella economia montana** (Trento, *Stabil. Trentino Arti Grafiche*, 11, 1-16). — 1937. **Un pioniere dell'apicoltura** (Padova, *Tip. Panada*, 4, 1-8). — 1937. **Il problema della cella ingrandita in Italia** (Trento, *Tip. Editoriale Esperia*, 4, 1-16). —



1937. **Il nutritoire a telaino per api "Ranzi"** (Trento, *Tip. Editrice Esperia*, 8, 1-16). — 1937. **Relazione al V congresso nazionale della S. A. I.** (Sezione Apicoltori Italiani) (Bergamo, *Stamperia Ed. Comm.*, 10, 1-16). — 1938. **Apicoltura razionale** (Roma *Ramo Editoriale Agricoltori*, 53, 1-16). — 1938. **Trattato completo di apicoltura** (traduzione riveduta ed aggiornata dal francese e presentazione: II<sup>e</sup> edizione) (Trento, *Stabil. Trentino Arti Grafiche*, X + 843). — 1938. **La nutrizione delle api con saccarosio puro denaturato con pasta d'aglio** (Trento, *Tip. Ed. Alighiera*, 7, 1-16). — 1939. **L'apicoltura nei territori dell'Africa Italiana** (Trento, *Tip. Alighiera*, 16, 1-16). — 1939. **Apicoltura e fitoterapia** (Weimar, *Druck von G. Uschmann*, 9, 1-8). — 1942. **Apicoltura moderna** (Roma, *Ramo Editoriale Agricoltori*, 171, 1-16). — 1942. **La vita delle api** (Roma, *Ramo Editoriale Agricoltori*, 10, 1-8). — 1943. **Per l'incremento ed il miglioramento dell'apicoltura** (Trento, *Tip. M. Dossi*, 37, 1-16). — 1943. **Apicoltura moderna** (ed. in lingua spagnola, trad. Ing. E. Morales y Fraile) (Madrid, *A. Candiani Editor*, 167, 1-16). — 1944. **Apicoltura moderna** (III ediz. riveduta ed aggiornata) (Roma, *Ramo Editoriale Agricoltori*, 176, 1-16). — 1945. **La produzione e gli usi del miele** (Milano, *Arti Grafiche Colombo e Setti*, 97, 1-16). — 1947. **Apicoltura** (Torino, *Unione Tip. Editrice Torinese*, XV + 488). — 1950. **Apicoltura** (III Ediz. riveduta ed aggiornata) (Roma, *Ramo Editoriale Agricoltori*, 186, 1-16). — 1953. *Acherontia atropos* L. (suoi rapporti con l'agricoltura e l'apicoltura) (Roma, *Ramo Editoriale Agricoltori*, 36, 1-16). — 1953. **Note sull'economia dell'apicoltura italiana per il periodo 1947-1952** (Roma, *Ramo Editoriale Agricoltori*, 43, 1-16).
-

## TABLE ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS

### B

- BIER (K.). — Ueber den Einfluss der Königin auf die Arbeiterinnen Fertilität im Ameisenstaat..... 7
- BIER (K.). — V. Gösswald.
- BRANGI (G. P.), PAVAN (M.). — Sulle proprietà antibatteriche del veleno di *Apis mellifica* L. .... 209
- BRIAN (M. V.). — Studies of caste differentiation in *Myrmica rubra* L. — 1. The growth of queens and males ..... 101
- BROWN JR. (W. L.). — Remarks on the internal phylogeny and subfamily classification of the family *Formicidae* ..... 21

### C

- CHAUVIN (R.). — Aspects sociaux des grandes fonctions chez l'abeille. La théorie du superorganisme.... 123
- CLÉMENT (G.). — Contribution à l'étude de la biologie d'*Anacanthotheses ochraceus* Burm. .... 194

### D

- DARCHEN (R.). — Quelques régulations sociales dans la construction chez les abeilles. .... 219

### G

- GÄTZE (G.). — Futtersaftsekretion und Instinktverfassung bei der Honigbiene ..... 131
- GÖSSWALD (K.) und BIER (K.). — Untersuchungen zur Kastendetermination in der Gattung *Formica*. 3. Die Kastendetermination von *Formica rufa rufa-praetensis minor* Gossw. .... 229

- GÖSSWALD (K.) und BIER (K.) — Untersuchungen zur Kastendetermination in der Gattung *Formica*. — 4. Physiologische Weissellosigkeit als Voraussetzung der Aufzucht von Geschlechtstieren im Polygynen Volk. .... 305
- GRASSÉ (P.-P.). — Les sources de M. Martin Lüscher ..... 81

### H

- HALDANE (J. B. S.) and SPURWAY (H.). — A statistical analysis of communication in *Apis mellifera* and a comparison with communication in other animals. .... 247
- HASKINS (C. P.) and WHELDEN (R. M.). — Note on the exchange of ingluvial food in the genus *Myrmecia*. . 33

### K

- KALSHOVEN (L. G. E.). — On the change in occupation by termite colonies of mounds after conversion of a jungle area into rice-fields in Java. .... 319
- A note on the nest building habits of *Odontotermes* spp. in Java. — I. Do Javanese odontotermes species occasionally build mounds ? ..... 325
- KLOFT (W.). — Ueber die Einwirkung von Begiftungen mit neuzeitlichen Insektiziden auf soziale Verhaltens-Weisen von Ameisen 139

### L

- LAVIE (P.). — L'enregistrement thermique continu dans les populations d'*Apis mellifica* au cours de l'hivernage ..... 39

- LECOMTE (J.). — Essai d'une analyse causale du comportement agressif des ouvrières d'abeilles..... 49
- LEDoux (A.). — Recherches sur le cycle chromosomique de la fourmi fileuse. *Ecophylla longinoda latr.* 149

## P

- PAIN (J.). — La substance de fécondité dans le développement des ovaires des ouvrières d'abeilles. Critique des travaux de Müss-BICHLER ..... 59
- PAVAN (M.). — V. *Brangi*.

- PICKENS (A. L.). — Intraspecific problems in the taxonomy of insect caste ..... 71

## R

- RICHARD (G.). — Organogenèse des nerfs et des trachées alaires du termite *Calotermes flavicollis* Fab. 177

## S

- SAKAGAMI (SH. F.). — Occurrence of an aggressive behaviour in queenless hives, with considerations on the social organization of honeybee..... 331
- SCHNEIRLA (T. C.). — Lettre de M. le Professeur..... 293
- SPURWAY (H.). — V. *Haldane*.
- STUMPER (R.). — Deux grandes figures de la science des insectes sociaux: E. Wasmann et A. Forel. 345

## W

- WAHL (OSCAR). — Untersuchungen über den Nährwert von Pollenersatzmitteln für die Honigbiene. 285
- WHELDEN (R. M.). — V. *Haskins*.
- WILSON (E. O.). — A new interpretation of the frequency curves associated with ant polymorphism ..... 75

# TABLE DES MATIÈRES

## CONTENUES DANS LE TOME I 1954

Ueber den Einfluss der Königin auf die Arbeiterinnen Fertilität im Ameisens- taat, von KARLHEINZ BIER.....	7
Remarks on the internal phylogeny and subfamily classification of the family <i>Formicidae</i> , by W. L. BROWN, Jr .....	21
Note on the exchange of ingluvial food in the genus <i>Myrmecia</i> , by C. P. HASKINS and R. M. WHELDEN .....	33
L'Enregistrement thermique continu dans les populations d' <i>Apis mellifica</i> au cours de l'hivernage, par Pierre LAVIE .....	39
Essai d'une analyse causale du comportement agressif des ouvrières d'Abeilles, par JACQUES LECOMTE.....	49
La substance de fécondité dans le développement des ovaires des ouvrières d'Abeilles. Critique des travaux de Müssbichler, par JANINE PAIN.....	59
Intraspecific problems in the taxonomy of insect caste, by A. L. PICKENS.....	71
A new interpretation of the frequency curves associated with ant polymorphism, by E. O. WILSON .....	75
CORRESPONDANCE. Les sources de M. MARTIN LÜSCHER.....	81
Liste alphabétique des membres de l'Union internationale pour l'étude des Insectes sociaux .....	83
Deuxième réunion du Comité directeur de l'U. I. E. I. S., Copenhague, 10 août 1953 .....	93
Vie de l'Union.....	93
Statuts de l'Union internationale pour l'étude des Insectes sociaux.....	98
Studies of caste differentiation in <i>Myrmica rubra</i> L. — 1. The Growth of queens and males, by M. V. BRIAN .....	101
Aspects sociaux des grandes fonctions chez l'Abeille. La théorie du superorganisme par RÉMY CHAUVIN .....	123
Futtersaftsekretion und instinktverfassung bei der Honigbiene, von G. GÄTZE..	131
Ueber die einwirkung von Begiftungen mit neuzeitlichen Insektiziden auf soziale Verhaltensweisen von Ameisen, von WERNER KLOFT.....	139
Recherches sur le cycle chromosomique de la Fourmi fileuse <i>Ecophylla longinoda</i> Latr., par A. LEDOUX .....	149
Organogenèse des nerfs et des trachées alaires du Termite <i>Calotermes flavi-</i> <i>collis</i> Fab., par GASTON RICHARD.....	177
CORRESPONDANCE. Lettre de M. LÜSCHER à M. GRASSÉ .....	189
La vie des sections .....	191
Contribution à l'étude de la biologie d' <i>Anacanthotermes ochraceus</i> Burm., par G. CLÉMENT .....	194
Travaux publiés par des membres de l'Union.....	199
Sulle proprietà antibatteriche del Veleno di <i>Apis mellifica</i> L., per G. P. BRANGI et M. PAVAN .....	209



Quelques régulations sociales dans la construction chez les Abeilles, par ROGER DARCHEN.....	219
Untersuchungen zur Kastendetermination in der Gattung <i>Formica</i> . 3 Die Kastendetermination von <i>Formica rufa rufo-pratensis minor</i> GossW, von KARL GÖSSWALD und KARLHEINZ BIER.....	229
A Statistical analysis of communication in <i>Apis mellifera</i> and a comparison with communication in other animals, by J. B. S. HALDANE and H. SPURWAY.....	247
Untersuchungen über den naehrwert von Pollenersatzmitteln fuer die Honigbiene, von OSCAR WAHL.....	285
CORRESPONDANCE. Lettre de M. SCHNEIRLA.....	293
Nouvelles espèces de Termites décrites au cours des années 1952 et 1953.....	295
La vie des sections.....	297
Travaux publiés par des membres de l'Union.....	298
Untersuchungen zur Kastendetermination in der Gattung <i>Formica</i> . 4. Physiologische Weissellosigkeit als Voraussetzung der Aufzucht von Geschlechtstieren im Polygymen Volk, von KARL GÖSSWALD und KARLHEINZ BIER.....	305
On the Change in occupation by Termite colonies of mounds after Conversion of a jungle area into rice-fields in Java, by L. G. E. KALSHOVEN.....	319
A note on the nest building habits of <i>Odontotermes spp.</i> in Java, by L. G. E. KALSHOVEN.....	325
Occurrence of an aggressive behaviour in queenless hives. With considerations on the social organization of honeybee, by SH. F. SAKAGAMI.....	331
Deux grandes figures de la science des Insectes sociaux : E. Wasmann et A. Forel, par R. STUMPER.....	345
Symposium de Würzburg.....	371
Travaux publiés par des membres de l'Union.....	372
Table alphabétique des auteurs.....	376
Table des matières contenues dans le tome I de 1954.....	378





## NOTE POUR LES AUTEURS

---

- 1° *Insectes sociaux* publie des mémoires originaux, des notes ou des revues concernant les problèmes relatifs aux insectes sociaux.
- 2° Les auteurs reçoivent gratuitement 50 tirés à part.
- 3° Les manuscrits doivent être adressés à l'un des membres du Comité de rédaction, qui les transmettra au secrétaire.
- 4° Les textes remis pour l'impression doivent être dactylographiés. Leur forme sera considérée comme définitive, et leur étendue ne pourra pas dépasser 20 pages dactylographiées (\*), illustration comprise.
- 5° L'illustration des articles est libre. Toutefois le secrétaire se réserve le droit de demander la suppression des figures dont le nombre serait jugé excessif. Les figures au trait sont à la charge de la revue. Les planches, les photographies sont à la charge des auteurs, à l'exception de celles que le secrétaire jugerait pouvoir prendre au compte de la revue. Les documents doivent être fournis prêts à cliquer.
- 6° Les légendes des figures doivent être indépendantes des documents d'illustration.
- 7° Chaque article doit être accompagné d'un sommaire qui en résume les points essentiels. Il sera joint une traduction de ce sommaire en deux autres langues.
- 8° La disposition de la bibliographie doit être conforme aux règles suivantes de présentation :

Date. Nom (prénom). — Titre de l'article (titre du périodique. Année. Numéro du tome, pages de début et de fin de l'article).

- 9° Les épreuves sont adressées aux auteurs pour correction. Elles doivent être retournées SANS DÉLAI au secrétaire : G. Richard, 105, boulevard Raspail, Paris-VI<sup>e</sup> (France).

---

(\*) 28 lignes de 67 caractères par page.



1955

